ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE 1981 N° 30

LA CELLULOSE DANS L'ALIMENTATION DU LAPIN

THESE

POUR LE DOCTORAT VETERINAIRE

(Diplôme d'Etat)

Présentée et soutenue publiquement en 1981
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

CHEDRU François, Jean, Auguste
Né le 14 Mai 1953 à GODERVILLE (Seine-Mme)

MEMBRES DU JURY

MM. ROUX
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse
GRIESS
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
DARRE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

COREP ASSISTANCE
21, rue Viguerie
31300 TOULOUSE
Tél. (61) 42.01.19
42.01.56

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE 1981 N° 30

LA CELLULOSE DANS L'ALIMENTATION DU LAPIN

THESE

POUR LE DOCTORAT VETERINAIRE

(Diplôme d'Etat)

Présentée et soutenue publiquement en 1981
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

CHEDRU François, Jean, Auguste
Né le 14 Mai 1953 à GODERVILLE (Seine-Mme)

MEMBRES DU JURY

MM. ROUX
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse
GRIESS
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
DARRE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

COREP ASSISTANCE
21, rue Viguerie
31300 TOULOUSE
Tél. (61) 42.01.19
42.01.56

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur	M. LAUTIE
Directeurs honoraires	MM. PONS FLORIO
Professeurs honoraires	MM. BRIZARD BERTHELON SAURAT

PERSONNEL ENSEIGNANT

CHAIRE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

Professeur titulaire	M. GODFRAIN
Professeur sans chaire	Mme BURGAT-SACAZE

Pharmacie et Toxicologie

CHAIRE DE PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES

Professeur titulaire	M. RICO
Professeur sans chaire	M. BRAUN
Maître Assistant	M. BENARD

Physique Biologique et Médicale
Chimie Biologique et Médicale

CHAIRE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Professeur titulaire	M. PAVAUX
Maître Assistant	M. LIGNEREUX
Maître Assistant	M. SAUTET

Anatomie Descriptive - Extérieur - Anatomie Appliquée - Tératologie

CHAIRE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE

Professeur titulaire	M. RUCKEBUSCH
Professeur sans chaire	M. FARGEAS
Maître Assistant Agrégé	M. TOUTAIN

Physiologie - Pharmacodynamie et Thérapeutique

CHAIRE D'HISTOLOGIE - ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Professeur titulaire	M. VAN HAVERBEKE
Professeur sans Chaire	M. CABANIE
Maître Assistant Agrégé	M. MAGNOL

Histologie - Embryologie - Anatomie Pathologique

CHAIRE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

Professeur titulaire	M. LABIE
Maître de Conférences	M. EECKHOUTTE
Maître Assistant Agrégé	Mme BENARD

Hygiène - Inspection - Contrôle et Technologie
des denrées alimentaires d'origine animale

CHAIRE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

Professeur titulaire	M. DORCHIES
Maître de Conférences	M. FRANC
Maître Assistant	M. DUCOS DE LAHITTE

Zoologie appliquée - Parasitologie externe - Parasitologie interne - Clinique

CHAIRE DE SEMIOLOGIE ET PATHOLOGIE MEDICALE DES EQUIDES ET CARNIVORES

Professeur titulaire	M. LESCURE
Maître de Conférences	M. GUELFI
Maître-Assistant	REGNIER

Sémiologie et pathologie médicale des équidés et carnivores
Législation vétérinaire et Déontologie clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

Professeur titulaire	M. TOURNUT
Maître de Conférences	M. BEZILLE
Maître Assistant	M. JOUGLAR

Sémiologie et Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour
Clinique - Clinique ambulatoire

CHAIRE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

Professeur titulaire	M. CAZIEUX
Maître Assistant Agrégé	M. GENEVOIS
Maître Assistant	M. AUTEFAGE

Propédeutique et Sémiologie Chirurgicale - Technique Chirurgicale
Pathologie Chirurgicale - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Professeur titulaire	M. FERNEY
Professeur sans chaire	M. ROYAL
Maître Assistant Agrégé	M. TAINTURIER

Sémiologie et Propédeutique - Pathologie de la Reproduction
Obstétrique - Clinique

CHAIRE DE MALADIES CONTAGIEUSES - ZOONOSES - LEGISLATION SANITAIRE

Professeur titulaire	M. CHANTAL
Maître de Conférences	M. GANIERE
Maître Assistant	PICAVET

Maladies contagieuses - Zoonoses - Législation Sanitaire

CHAIRE DE PATHOLOGIE GENERALE - MICROBIOLOGIE - IMMUNOLOGIE

Professeur titulaire	M. LAUTIE
Maître Assistant	M. PELLERIN

Microbiologie - Immunologie - Pathologie Générale

CHAIRE DE ZOOTECHNIE ET ECONOMIE RURALE

Professeur titulaire	M. QUEINNEC
Professeur sans chaire	DARRE
Maître Assistant	Mme QUEINNEC

Ethnologie - Génétique appliquée - Hygiène générale - Zootechnie - Elevage
Economie Générale et des productions animales

CHAIRE D'ALIMENTATION

Professeur titulaire	M. FALIU
Professeur sans chaire	M. GRIESS

Botanique appliquée et Bromatologie- Agronomie - Alimentation

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs : ANGELIER, ARMENGAUD, AUVERGNAT, BLANC, BOURBON, COMBES, COMBRET, CROS, FERNET, LE BIHAN, MAZENC, RIVES.

La Faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsable des opinions émises par les candidats (délibération de la Faculté en date du 10 mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 juin 1924).

A MA FEMME ET MON FILS

En témoignage de mon amour.

A MES PARENTS

Témoignage de mon affection et de ma gratitude pour l'exemple reçu et les sacrifices consentis

A MA FAMILLE

A MES AMIS

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur ROUX
de l'Université PAUL SABATIER

Qui nous a fait l'honneur d'accepter
la présidence de notre Jury de Thèse
Hommage respectueux.

A NOTRE JURY DE THESE

Monsieur le Professeur GRIESS
de l'Ecole Nationale Vétérinaire
de TOULOUSE

Qui nous a suggéré le sujet de
notre thèse
Hommage respectueux.

Monsieur le Professeur DARRE
de l'Ecole Nationale Vétérinaire
de TOULOUSE

Qui nous a fait l'honneur de participer
à notre Jury de thèse et que nous
remercions pour l'enseignement et les
conseils qu'il nous a donné tout au
long de nos études.
Qu'il veuille bien accepter le témoignage
de notre profonde reconnaissance.

LA CELLULOSE DANS L'ALIMENTATION DU LAPIN

LA CELLULOSE DANS L'ALIMENTATION DU LAPIN

RAPPELS ET DEFINITIONS A PROPOS DE LA CELLULOSE

. Définitions - composition chimique et propriétés

- Définitions
- Composition chimique
- Propriétés

. Dosage de la cellulose

- Dosage de la cellulose brute ou cellulose de WEENDE (méthode, étude critique)
- Technique de VAN SOEST
- Conclusion

. Composition des plantes en glucides membranaires

- Evolution de la structure des membranes végétales
- Différences de composition en constituants membranaires de la plante entière en fonction des organes, du stade de croissance.
- Différences de composition en constituants membranaires entre différentes familles.

RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES QUANT A LA DIGESTION CHEZ LE LAPIN

. Particularités anatomiques et histologiques du tube digestif

. Particularités physiologiques

- Comportement alimentaire
  - Consommation alimentaire
  - Qualité d'excrétion fécale

- La cœcotrophie
    - Formation des cœcotrophes
    - Déterminisme de la cœcotrophie
    - Devenir et importance des cœcotrophes
- Le transit digestif
    - Mouvement des digestas, absorption
    - Mouvement des digestas
    - La flore microbienne et l'absorption

DIGESTION DES DIFFERENTS CONSTITUANTS DE LA RATION

. Digestion des glucides
- Dégradation de la cellulose
    - Modalités de la dégradation
    - Devenir des produits de la dégradation
- Digestibilité et variation de digestibilité de la cellulose
    - Digestibilité de la cellulose brute
    - Variations de la digestibilité liées à l'animal
    - Variations de la digestibilité liées au végétal
    - Variations de la digestibilité dues à la ration

. Digestion des autres constituants
- Protides
- Lipides
- Vitamines et minéraux

ROLE DE LA CELLULOSE SUR L'ANATOMIE ET LA PHYSIOLOGIE DIGESTIVE

. Rôle énergétique

. Rôle sur le transit digestif et sur l'évacuation fécale

- Rôle de lest
- Rôle osmotique
  - Pouvoir d'hydratation des fibres
  - Résine échangeuse de cathions
- Rôle sur la motricité digestive
- Conclusion
  - Expérience de HOGSON
  - Conclusion

. Autres rôles chez le lapin

- Rôle sur l'anatomie du tube digestif
  - Rôle sur le développement des organes
  - Rôle sur la conservation des organes
- Rôle sur le contenu du tube digestif
  - La tricophagie
  - Influence sur la flore cœcale
- Rôle sur le métabolisme des graisses

INFLUENCE DE LA CELLULOSE AU NIVEAU DE L'ELEVAGE

. Influence sur l'alimentation

- Influence sur la consommation alimentaire
- Influence sur le coefficient d'utilisation digestive
- Influence sur le comportement alimentaire

. Influence sur les performances zootechniques

- Influence sur la croissance pondérale et le gain de poids
- Influence sur l'indice de consommation
- Influence sur le rendement à l'abattage
- Influence sur la reproduction

. Influence sur la pathologie digestive

- Observations cliniques
- Lésions; pathogénie
- Conclusion

APPLICATIONS PRATIQUES A L'ALIMENTATION DU LAPIN

. Principaux constituants des rations pour lapins

- Aliments classiques
- Essai d'incorporation de paille et de paille sodée aux rations lapins
- Recommandations quant aux taux de cellulose à incorporer dans la ration
- Comment incorporer le lest à l'aliment ?

CONCLUSION

RAPPELS ET DEFINITIONS A PROPOS DE LA CELLULOSE

La cellulose est le composé organique le plus répandu de notre planète; souvent considéré comme le constituant quasi unique des membranes végétales, il n'intervient en fait que pour 50 % de leur composition.

Les membranes ont en effet une composition complexe faite d'un mélange de polysaccharides alimentaires dits de structure qui constituent l'armature des cellules et participent à ce titre à l'édification du végétal.

DEFINITIONS - COMPOSITION CHIMIQUE ET PROPRIETES

1) DEFINITIONS

La complexité de la composition des membranes et la difficulté d'isolement de chacun des polysaccharides font que la cellulose vraie, entité biochimique bien connue, ne peut pratiquement jamais être obtenue à l'état pur et en totalité à partir d'un prélèvement. Pour cette raison l'étude de la cellulose en alimentation doit comprendre l'étude de la totalité des glucides membranaires. On appelle glucides membranaires l'ensemble des polysaccharides structuraux constituant la membrane.

La cellulose brute a été définie par les nutritionnistes comme étant le résidu que les aliments végétaux laissent après des extractions séquentielles par des solvants, acides dilués et alkalis dilués (50). C'est ce que les Anglos-saxons appellent Crude Fiber.

Ce terme de cellulose brute ou cellulose de WEENDE date du siècle dernier après que HENNEBERG et STOHMANN en 1860 aient trouvé un moyen d'estimation du contenu cellulosique d'un échantillon d'aliment. Elle représente donc un résidu d'hydrolyse. Ainsi c'est la technique qui définit le produit, et non l'inverse.

2) COMPOSITION CHIMIQUE

La cellulose brute est un mélange de :

- cellulose vraie
- hemicelluloses

- composés pectiques
- lignine

2.1 La cellulose vraie

Cest une molécule organique très répandue. C'est un polymère linéaire formé de l'enchaînement β 1-4 de molécules de glucose préalablement photosynthétisées par le végétal.

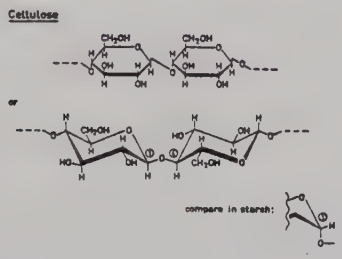

Fig 1 : Structure diholosidique élémentaire de la cellulose

La longueur de ces chaînes est variable selon l'origine du végétal. Les plus longues sont utilisables comme textile (coton 3000 unités de glucose).

Apparemment la différence avec l'amidon constitué de molécules de glucoses soudées par des liaisons α 1-4 est minime. Elle est pourtant capitale sous deux aspects :

- mécanique : la disposition α 1-4 détermine une disposition

axiale favorisant la formation d'hélice et rendant compte de la solubilité de l'amidon dans l'eau chaude. Au contraire la disposition équatoriale due aux liaisons β 1-4 favorise la formation de liaisons hydrogènes intra ou intermoléculaires entraînant la formation de microfibrilles. Ces microfibrilles sont disposées parallèlement les unes aux autres dans la surface intérieure des parois cellulaires primaires et perpendiculairement au grand axe de la plante. Cette cohésio confère un arrangement cristallin qui joue un rôle dans les qualités textiles de la cellulose. Insoluble dans l'eau et dans les solvants organiques, la cellulose est soluble dans la liqueur de SCHWEITZER (solution d'ammoniac et d'un sel de cuivre).

- chimique : les liaisons β 1-4 résistent aux amylases animales pancréatiques et salivaires qui sont des α 1-4 glucosidases. La cellulose ne sera digérée que par les cellulases bactériennes. De plus la compacité de la molécule la rend peu réactionnelle vis à vis des réactifs chimiques. Sa dégradation peut s'effectuer à une température de 180°. L'hydrolyse par des acides forts et concentrés est possible.

2.2 Les hémicelluloses

Comme la cellulose, elles forment des chaines polysaccharidiques dans lesquelles les monomères sont soudés par des liaisons β 1-4. Ces polyholosides libèrent à l'hydrolyse un mélange d'hexoses, de pentoses et d'acides uroniques. La structure de base se présente donc sous forme d'une chaîne de molécules de xylose portant çà et là des

unités d'arabinose, d'acide glycuronique ou de son ester méthylé 4.0.

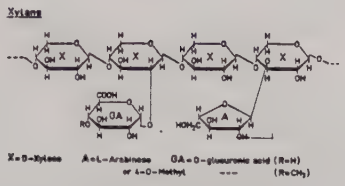

Fig 2 : Structure type des hémicelluloses (123)

Les hémicelluloses des plantes vertes ne renferment presque que du xylose; celles des cérales contiennent du xylose et l'arabinose ou des acides uroniques.

Contrairement à la cellulose, mais comme les pectines, les hémicelluloses sont amorphes, c'est à dire que les molécules constitutives n'adoptent pas de structure cristalline.

2.3 Les pectines ou composés pectiques

Elles sont formées le plus souvent de molécules d'acide galacturonique soudées par des liaisons α 1-4 avec çà et là des molécules de rhamnose. Ces chaînes peuvent porter des ramifications faites de galactose et d'arabinose. De la richesse en oses latéraux dépend le pouvoir gélifiant des pectines. Ces composés sont très hygroscopiques.

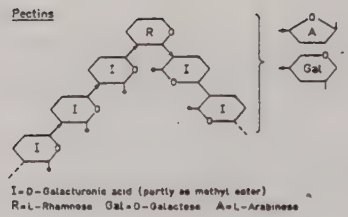

Fig 3 : Structure d'un composé pectique (123)

Ce sont des polysaccharides amorphes abondant dans certains fruits (agrumes) où elles rendent compte de 15 à 30 % du poids sec.

2.4 La lignine

Ce n'est pas un glucide; c'est un polymère de composés aromatiques dont la nature biochimique varie suivant les végétaux.

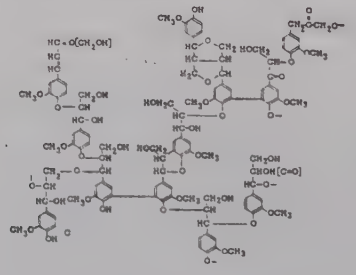

Fig 4 : Exemple d'une unité structurale de la molécule de lignine

Elles ne sont pratiquement pas attaquées par les enzymes bactériennes. Elles se comportent dans l'intestin comme des résines échangeuses de cations de faible capacité. Elles sont capables aussi de fixer les acides biliaires et se comportent comme un évacuateur de cholestérol (92).

Remarque : Quelques parois végétales peuvent contenir d'autres composés phénoliques polymérisés comme par exemple des tannins ou des acides phénoliques à courte chaîne. VANSOEST et d'autres auteurs ont montré qu'il existait aussi des composés azotés mais il semble que ces composés soient inutilisables (128) du point de vue alimentaire.

DOSAGE DE LA CELLULOSE

1) DOSAGE DE LA CELLULOSE BRUTE OU CELLULOSE DE WEENDE

1.1 Méthode

La cellulose des nutritionnistes ou cellulose brute correspond à l'insoluble non minéral qui subsiste après le traitement de l'aliment par une double hydrolyse:

- Une hydrolyse acide avec H_2SO_4 à 1,25 % à 100° pendant ½ heure
- Une hydrolyse basique avec NaOH à 1,25% à 100° pendant ½ heure

Le reste des glucides, ceux qui se trouvent ainsi solubilisés, constitue l'extractif non azoté; il n'est pas dosé, mais calculé par différence, de telle sorte que toute erreur dans le dosage des autres constituants de l'aliment, spécialement de la cellulose brute, en affecte l'évaluation.

Cette méthode, simpliste et arbitraire était sensée reproduire grossièrement l'attaque digestive chez les monogastriques et caractériser les glucides végétaux membranaires, à peu près totalement indigestible chez ces animaux.

Au contraire l'ENA aurait représenté les glucides globulaires de réserve, beaucoup plus facilement digestibles.

1.2 Etude critique

En fait cette méthode, toujours considérée comme méthode officielle, offre l'intérêt d'être simple et relativement facilement reproductible. FRANCOIS (35) estime le pourcentage d'erreur (variatio

dûes à la méthode) entre un même échantillon à 3,5 %.

Elle permet d'envisager les principales variations de composition des fourrages et d'établir des relations entre le CUD et la teneur en cellulose brute; mais on ne doit pas sous peine de commettre de grossière erreur, n'utiliser que ce seul critère (20).

Cette méthode d'hydrolyse est en fait trop brutale et entraîne une solubilisation marquée de certain glucides membranaires.
(tableau 1 et 2)

80 % des hémicelluloses sont solubles dans les acides dilués et les alkalis; 50 à 90 % de la lignine est soluble dans les alkalis, et la cellulose est dissoute entre 10 et 50 % . La perte de lignine et de cellulose varie considérablement avec l'âge et l'espèce de la plante. (127)

Cellulose brute	Extractif non azoté
- Majorité de la cellulose vraie	- Totalité des subtances pectiques
- Résidu d'hémicellulose	- Quasi totalité des hémicelluloses
- Fraction de lignine	- Glucides cytoplasmiques
	- Acides organiques
	- Proportion variable de lignine

Tableau n° 1 : Répartition des composants membranaires dans l'analyse de WEENDE

Plus précisément le passage dans l'extractif non azoté est inversement proportionnel au degré de polymérisation ou de complication de la cellulose et de la lignine, il est donc variable avec la nature de la source cellulosique et avec le stade de maturité des fourrages. (tableau n° 2)

	LIGNINE %	PENTOSANE %	CELLULOSE %
Luzerne	50	79	39
Paille d'Avoine	75	79	24
Pulpe de betterave à sucre	78		32

Tableau n° 2 : Pourcentage de lignine, pentosane et cellulose dissout dans la détermination de la cellulose brute (d'après VAN SOEST (127).

Dans le but de mieux différencier les constituants glucidiques en autant de catégories qu'il est nécessaire pour que chacune d'elles puisse être caractérisée par une valeur alimentaire déterminée, diverses techniques ont été préconisées. (Jarrige, Jacquot, Scharrer). Les résultats n'ont pas apporté d'amélioration satisfaisante pour suppléer la méthode de WEENDE. Néanmoins VAN SOEST a récemment vulgarisé deux nouvelles techniques reconnues et employées par certains Anglo-saxons.

2) TECHNIQUE DE VAN SOEST

VAN SOEST a vulgarisé l'emploi de deux détergents du type ammonium quaternaire. (125)

- Le premier en milieu neutre ne dissout que les sucres solubles, les polysaccharides de réserve et les subtances pectiques; il sépare donc à peu près l'ensemble des fibres indigestibles chez les monogastriques. C'est le Neutral détergent Fiber ou NDF.

- Le second en milieu acide solubilise aussi l'hémicellulose et isole la lignocellulose. C'est l'Acid détergent Fiber ou ADF.

Par différence NDF - ADF, on obtient la teneur en hémicellulose; en outre le traitement du résidu cellulosique par la soude, qui dissout la lignine, permet le dosage séparé de celle- ci et de la cellulose vraie. Ceci est résumé dans le tableau n° 3.

Le tableau n° 4 illustre les résultats obtenus avec cette méthode pour quelques aliments cellulosiques.

Mode d'évaluation	Réactifs	Traitement	Constituant obtenu
Résidu du traitement par un détergent neutre (NDF)	Lauryl sulfate de sodium + E.D. T.A. pH = 7,0	Ebullition 1 H	Totalité des glucides membranaires
Résidu du traitement par un détergent en milieu acide (ADF)	2% bromure de cétyltriméthyl ammonium dans H_2SO_4 (N)	Ebullition 1 H	Lignocellulose (+ Silice)**
Résidu du traitement par acide fort	640ml H_2SO_4 conc / 1	3H à20°C	Lignine***
Calcul par différence	0	ADF-Lignine	Cellulose (vraie)
Calcul par différence	0	NDF-ADF	Hémicellulose

(**) La silice, ou insoluble minéral, est le résidu du traitement par l'acide chlorhydrique ou par l'acide bromhydrique (à 48p. 100 pendant 1 heure à 25 ° C)

(***) La lignine pourrait être évaluée par la perte de poids résultant, soit de l'oxydation au moyen du permanganate de potassium à pH 3,0 à 20° pendant une demi-heure, soit d'une dissolution par la soude.

Tableau n° 3 : Principe de l'analyse des fourrages par les détergents (d'après VAN SOEST 1973) cité par WOLTER (133)

	Maïs Déshydraté	Pulpe de Betteraves	Luzerne Déshydratée	Paille	Son
Matière sèche	91,4	89,7	92,4	89,04	88,29
Matières protéiques brutes	9,7	10,8	20,5	3,30	16,66
Cellulose neutre Van Soest : NDF (hémicelluloses + celluloses VS + lignine)	51,32	35,59	37,13	75,59	35,81
Cellulose acide Van Soest : ADF (cellulose VS + lignine)	26,38	28,06	30,74	52,08	11,39
Hémicelluloses Van Soest (NDF - ADF)	24,94	7,43	6,39	23,51	24,42
Cellulose V. S. (ADF - Lignine)	20,95	21,45	23,53	43,95	8,91
Lignine Van Soest	5,43	6,61	7,21	8,13	2,48

Tableau n° 4 : Composition centesimale de quelques aliments cellulosiques (d'après WOLTER) (133)

Le tableau n° 5 montre la différence dans l'expression des résultats en comparant les différentes méthodes (cellulose brute, NDF, ADF)

	Cellulose brute	N.D.F. Totalité des glucides membranaires	A.D.F. Ligno cellulose	Lignine	Matière Sèche digestible
Foin de luzerne	23,5	40,2	25,1	5,3	62
Foin de luzerne coupé tardivement	38,6	55,2	39,5	8,7	53
Dactyle (herbe)	24,1	52,3	27,1	2,7	72
Paille de blé	42,4	81,8	53,3	7,6	21

Tableau n° 5 : Composition de quelques fourrages d'après VAN SOEST 1966 (125)

3) CONCLUSION

A la lumière de ce dernier tableau et d'après WOLTER (133) il ressort que la digestibilité des fractions membranaires ainsi dosée est variable avec l'origine des aliments. La méthode VAN SOEST n'identifie pas des catégories glucidiques définies auxquelles on

pourrait accorder une valeur énergétique constante.

Le problème de dosage de la cellulose en alimentation reste donc posé puisque le but fixé est de distinguer le groupe des glucides de réserve facilement digestible chez toutes les espèces (sucres, amidon, inuline) celui des constituants membranaires bien digérés chez les herbivores (hémicellulose, cellulose vraie) et enfin la lignine totalement indigestible aussi bien chez les polygastriques que chez les monogastriques et qui constitue même le principal facteur dépresseur de la digestibilité de l'ensemble de la ration.

COMPOSITION DES PLANTES EN GLUCIDES MEMBRANAIRES ET VARIATIONS

1) EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES MEMBRANES VEGETALES

Les cellules végétales jeunes sont séparées les unes des autres par une subtance fondamentale assurant la cohésion de l'édifice cellulaire. Cette subtance est constituée par des pectines. La cellule elle-même est bordée par une paroi primaire faite de quelques fibres de cellulose disposées de façon irrégulière et noyées dans un ciment de pectines surtout et d'hémicellulose. Lors du vieillissement, la paroi primaire est doublée vers l'intérieur de la cellule par la paroi secondaire qui va progressivement s'épaissir. La paroi secondaire est bien plus solide que la paroi primaire. Elle est formée de couches successives de fibrilles de cellulose orientées et englobées dans un ciment d'hémicellulose et de pectines. Ala fin de ce processus d'épaississement de la paroi, des dépôts de lignine s'observent çà et là en général commençant dans les angles de la cellule, de l'extérieur vers l'intérieur; quand la lignification est complète la cellule meurt

2) DIFFERENCES DE COMPOSITION EN CONSTITUANTS MEMBRANAIRES DE LA PLANTE ENTIERE

2.1 Selon les organes

Entre les feuilles ou les limbes, et les tiges de toutes espèces existent des différences de même nature dans la composition des membranes. Les membranes des limbes foliaires contiennent plus d'hémicellulose, d'arabanes et d'hexosanes hydrolysables que celles des tiges et moins de cellulose vraie et de xylanes. Ces différences sont

beaucoup plus limitées chez les graminées que chez les légumineuses. Les membranes des tiges sont plus riches en lignine que celle des feuilles.

Les membranes de gaines de graminées ont une composition intermédiaire entre celles des limbes et des tiges, plus voisine cependant de celle des limbes. Les membranes des inflorescences de graminées ont une composition spécifique caractérisée par une forte teneur en xylanes et une faible teneur en cellulose.

2.2 STADE DE CROISSANCE ET LIGNIFICATION

Dans les feuilles de légumineuses, la proportion et la composition des membranes ne présentent pas d'évolution importante avec l'âge et demeurent relativement constantes, tout au moins pendant la période où on exploite ces plantes. Il n'en demeure pas moins que les membranes de ces divers organes aient une composition sensiblement différente d'une part au début de la croissance et d'autre part avec le dépérissement qui suit la floraison.

Dans les limbes de graminées, les membranes représentent une proportion croissante avec l'âge au cours des différents cycles et leur composition subit une évolution régulière mais très limitée; leur teneur en lignine n'augmente que dans de faibles proportions sauf au premier cycle.

La composition des membranes des gaines ne subit elle aussi, qu'une évolution très limitée avec l'âge mais, à la différence des limbes, la proportion de ces membranes ne semble pas augmenter lors des cycles feuillus.

Dans les tiges de légumineuses, la proportion des membranes augmente régulièrement avec l'âge au cours des différents cycles; cet accroissement est dû presque exclusivement à l'augmentation des teneurs en cellulose et en lignine, la teneur en hémicellulose n'augmentant que très peu. Par suite la composition moyenne des membranes de la tige évolue: les proportions de cellulose et de lignine y augmentent au détriment de la proportion des hémicelluloses. La composition des tiges de graminées, subit au cours de la croissance une évolution moins importante que chez les légumineuses : la teneur en lignine augmente au détriment, surtout, de la teneur en hémicellulose, mais leur teneur en cellulose ne semble pas présenter d'évolution très nette.

En définitive, la composition morphologique caractérisée par les proportions relatives de feuilles et de tiges est le facteur prépondérant de la teneur de la plante entière en constituants membranaires. Son action est renforcée par le fait qu'avec l'âge la teneur en membranes et un moindre dégré, la composition de celles-ci présente une évolution plus importante dans les tiges que dans les feuilles, surtout chez les légumineuses. On peut considérer que les membranes des limbes foliaires ont une composition relativement peu variable, tout au moins aux stades où les plantes fourragères sont normalement exploitées.

La composition des membranes de la plante entière évolue donc avec l'âge en même temps que la proportion des membranes augmente.

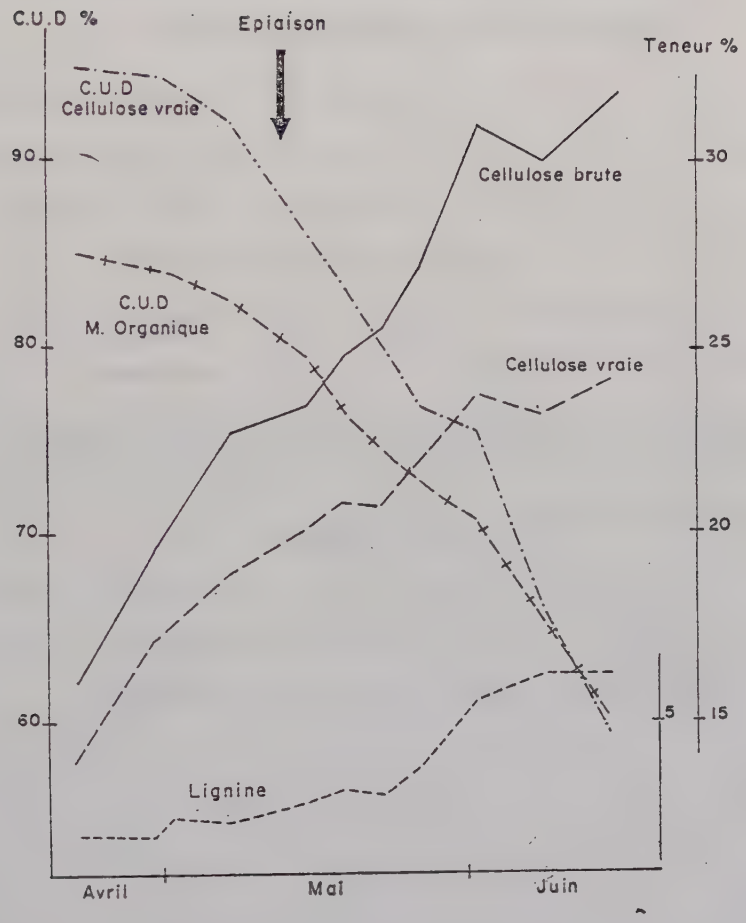

Fig 5 : Evolution de la teneur en constituants membranaires au cours du premier cycle de végétation du Ray Grass anglais; (55) relation avec la digestibilité.

3) DIFFERENCE DE COMPOSITION EN CONSTITUANTS MEMBRANAIRES ENTRE DIFFERENTES FAMILLES DE PLANTES

Entre graminées et légumineuses, il apparaît des différences importantes dans la teneur et dans la composition des membranes lorsqu'on compare les organes correspondantes d'âge équivalent, ou des plantes entières de même composition morphologique.

En règle général la luzerne contient beaucoup moins de xylanes et d'hémicellulose et plus de lignine que les graminées et, généralement un peu plus de cellulose. Lorsque la teneur en membrane augmente, ces différences s'accroissent par les xylanes, les hémicelluloses et la cellulose mais pas pour la lignine.

Si les différences entre famille (légumineuses, graminées) semblent importantes, les différences de composition entre espèces et variétées dans une même famille sont peu marquées.

RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES QUANT A LA DIGESTION

CHEZ LE LAPIN

PARTICULARITES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES DU TUBE DIGESTIF DU LAPIN

Le lapin est un rongeur duplicidenté dont les dents ont une croissance continue; ceci nécessite de lui fournir des aliments suffisamment durs pour que ses dents continuent à s'user.

Son tube digestif particulièrement développé traduit une adaptation à l'absorption de grande quantité d'aliment. L'importance très grande des viscères conditionne un rendement à l'abattage faible. (50 à 60 %) Fig 6

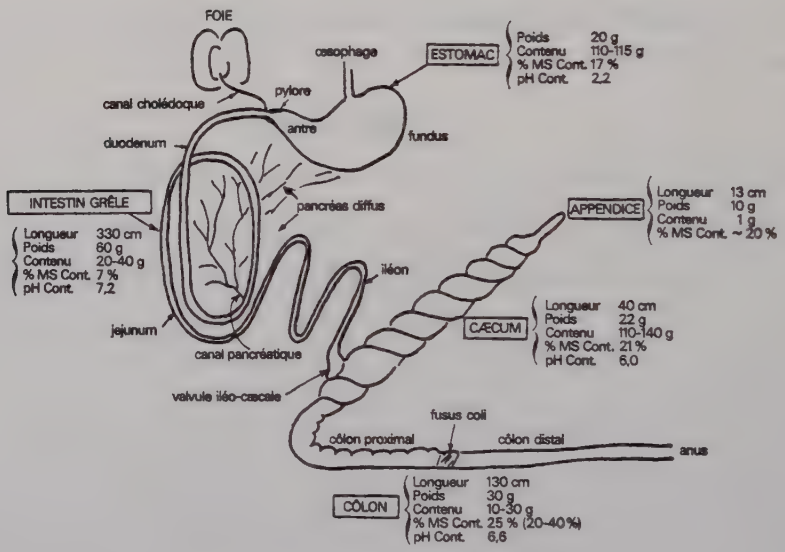

Fig 6 : Représentation schématique des différents éléments du système digestif du lapin. Valeurs numériques pour un lapin de 2,4 Kgs (d'après LEBAS (85)).

L'estomac a un volume légèrement plus faible que celui du caecum; cet organe dont les couches musculaires sont peu développées, joue un rôle mécanique secondaire dans la digestion ; par contre l'acidité du suc gastrique (pH 1 à 2,5) a un rôle important.

L'intestin grêle mesure de 2 à 3,50 m de long pour un diamètre de 9mm. Son pH est de 7,18. Le duodénum renferme de très nombreuses glandes de BRUNNER secrétant un mucus dont la principale fonction est de protéger l'épithélium duodénal contre l'acidité du chyme, toute agression de l'intestin grêle se traduira alors par la présence d'une substance muccoïde (95). 6 à 8 plaques de Peyer tapissent la seconde moitié de l'intestin grêle.

Le gros intestin débute par le CAECUM, très développé chez le lapin, cet organe apparaît à l'ouverture de la cavité abdominale comme une énorme masse brun-verdâtre, dont le diamètre de 4 à 5 cm diminue dans la partie distale appelée appendice vermiculaire. Le caecum n'est jamais vide. Une bande charnue adhérente à la paroi caecale et formant une vingtaine de creux est constituée de fibres musculaires lisses permettant par leur contraction un meilleur brassage du contenu caecal.

L'appendice vermiculaire est tapissé par une volumineuse plaque de Peyer dont le rôle serait de phagocyter les microorganismes de la digestion (3). Son pH est de 6,4 à 5,5, signe des fermentations qui s'y déroulent.

Le côlon a un diamètre de 1,5 cm. Il se compose de deux parties :

- La partie proximale bosselée de 40 cm de long dont la muqueuse épaisse comporte de nombreuses glandes à mucus. Son contenu est identique à celui du caecum mais va en s'épaississant en atteignant la partie distale.

- La partie distale lisse et transparente.

Entre les deux parties se situe le FUSUS COLI qui présente une structure différente de celle des régions amont et aval.

PARTICULARITES PHYSIOLOGIQUES

A. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

1) CONSOMMATION D'ALIMENT

1.1 Aspect quantitatif

Prud'hom et Coll (105) ont montré l'absence chez le lapin de véritable repas; l'alimentation s'effectue par des prises successives d'aliments et d'eau d'amplitude et d'espacement très réguliers. Ces prises d'aliments granulés varient entre 23 et 33 par 24 heures (105) pour une consommation variant du simple au double (133 à 252 g par jour) et un temps total de prise alimentaire comprise entre 93 et 127mn par jour. Le poids moyen d'aliment ingéré par prise est ainsi compris entre 5,4 et 8,9 g. (tableau n ° 6)

Tableau n° 6 : Consommation alimentaire moyenne en élevage intensif (1) d'après MORAND FEHR (93)

Lapereaux	g/jour	Reproducteurs	g/jour
Naissance - 15 jours	0	Mères en gestation	200-300
15 - 21 jours	0 - 20	Mères en lactation	250-450
21 - 35 jours	15 - 50 (2)	Mâles en service	200-300
35 - 42 jours	40 - 80 (2)		
42 - 49 jours	70 - 110 (2)		
49 - 63 jours	100 - 160		
de 63 jours à l'abattage	140 - 180		

(1) Il s'agit de la consommation d'aliment composé complet (les animaux ne disposant pas de fourrage grossier), obtenue après une distribution " ad libitum "

(2) Tout dépend de l'âge du sevrage : plus il a lieu tôt, plus la consommation d'aliments composés est élevée. Avec des consommations de cet ordre, on peut atteindre un poids vif de 2,5Kgs à 10 -12 semaines.

La consommation évolue avec l'âge, non par une augmentation du nombre des prises d'aliment mais par une augmentation du volume de chaque prise. Ainsi entre 6 et 9 semaines la quantité d'aliment ingérée passe de 98 à 168 g par jour du fait d'une augmentation de la consommation par repas de 1,8 g (2,6 g à 6 semaines; 4,4 g à 9 semaines)

La consommation se stabilise à 9 semaines pour les lapins à l'engrais.

1.2 Répartition dans le nycthémère

Chez les mêmes sujets âgés de 5 à 18 semaines, il est observé au cours des 24 heures une période diurne de faible consommation (105). La durée de celle-ci n'est que de trois heures (approximativement de 9 à 12 H) chez le lapin de 6 semaines, cette durée atteint 5 à 7 H (9 à 16 H) chez le lapin de 18 semaines. Par ailleurs, une seconde période de faible consommation d'aliment n'est observée au cours de la nuit que chez des sujets plus jeunes.

Dans le même laps de temps (6 à 18 semaines) la quantité d'aliment ingérée au cours de la nuit, initialement plus faible que la consommation diurne devient prépondérante (97g contre 62) en raison de l'accroissement de la fréquence nocturne des prises et de la réduction de leur fréquence diurne, en l'absence à ce stade de toute différence quant au poids d'ingéré par repas.

Chez des lapins de 28 à 34 semaines (105) le nombre moyen horair de repas est environ 2 fois plus élevé au cours de la photopériode obscure que pendant la photopériode claire, avec ingestion de près de

60 % du granulé en 10 H d'obscurité. Enfin, il existe chez tous les sujets une période quotidienne de repas alimentaire plus ou moins continue et prolongée, au cours de la période diurne.

2) QUALITE D'EXCRETION FECALE

Le lapin excrète 2 types de fécès dont l'un (crotte dure) est normalement excrété et l'autre (caecotrophe) réingéré par l'animal à l'occasion d'un comportement particulier dit de caecotrophie (récupération des caecotrophes à l'anus) MOROT 1882 (94). Cette dualité d'excrétion, observée de très longue date, conduit par un transit répétitif à une prolongation du temps de rétention d'un marqueur par exemple. Le travail de PIEKARZ (101) fournit sur ce point des données précises; l'excrétion d'un aliment ingéré le matin débute 5 à 6 H après et se termine après 48 H. Si l'on empêche la caecotrophie, ces temps sont réduits à 5 H et 28 H. Le temps de rétention totale est donc largement prolongé par ce comportement de caecotrophie.

2.1 Caractères différentiels des 2 types de fécès

Les deux types de fécès se distinguent par leur aspect et par leur composition chimique. Les crottes classiques ou crottes dures, ont une forme en grosse goutte d'eau, un diamètre d'environ 1 cm chez le lapin domestique adulte et un aspect mat et dur, lié à leur forte teneur en matière sèche. A l'inverse les caecotrophes se présentent sous forme de grappes longues de 2 à 3 cm environ pour un diamètre proche de 1 cm. La grappe est composée de 5 à 10 boules unitaires tassées les unes contre les autres. Cet ensemble oblong est brillant

et mou en raison d'une forte teneur en eau et de la présence d'une pellicule de mucus tout autour. L'aspect général est homogène, en particulier on n'y trouve pas les résidus de végétaux, visibles à l'oeil, presque toujours observés dans les crottes dures. L'analyse chimique montre que par rapport aux crottes dures les caecotrophes sont plus riches en eau, et que leur matière sèche est elle-même plus riche en protéines, et plus pauvre en cellulose. PROTO 1965 (104)

Tableau n° 7 : Composition des deux types d'excrements du lapin d'après PROTO (104)

COMPOSANTS		CROTTES DURES	CAECOTROPHES
Matière sèche (MS) %		58,9	29,3
Protéines brutes	% MS	10,7	32,3
Matières grasses	% MS	2,7	2,2
Cellulose	% MS	51,1	28,5
Cendres	% MS	5,2	7,9
Extractif non azoté	% MS	30,2	29,5

Selon BONNAFOUS (13) la proportion relative de chacun des types de fécès dépend du régime alimentaire.

2.2 Excrétion de fécès dures

LEBAS et LAPLACE (70) ont étudié l'excrétion fécale de matière sèche sur un groupe de lapins de 8 semaines alimenté adlibitum et

totalement libre de leur comportement. Ils enregistrent une excrétion très faible entre 9 H et 17 H puis une émission plus importante de 17 H à 1 H; un arrêt est ensuite observé chez la moitié des animaux, et dans ce cas une reprise d'excrétion est enregistrée entre 5 H et 9 H. En moyenne, l'excrétion de matière sèche s'annule vers 12 H et passe par un maximum à 20 H. Il y a donc superposition des minimum et des maximum de prise d'aliment granulé et d'excrétion de fécès dures et association de la photopériode obscure avec la part la plus importante de l'ingestion alimentaire et de l'excrétion des fécès dures.

2.3 Excrétion des caecotrophes

La localisation de la caecotrophie correspond à la période la plus faible d'excrétion de fécès dures. Pour BEZILLE et COLL (9) cette période se situe entre 6 et 11 H. Quelque soit le mode de distribution des aliments, on note 30 à 40 ingestions de caecotrophes par période de caecotrophie; la fréquence horaire de ces ingestions s'espaçant progressivement de 10 à 3 heures. (109) Enfin chez le lapin nourri ad libitum, le début d'une période de caecotrophie coïncide avec l'arrêt de toute ingestion d'aliment.

B. LA CAECOTROPHIE

Après avoir constaté les deux types d'excrétion fécale, nous allons voir où, quand, comment, à partir de quoi et pourquoi se fait la différenciation des deux types de fécès et en tirer les premières conséquences sur la digestion du lapin.

1) FORMATION DES CAECOTROPHES

1.1 Lieu de formation

MEGARD (1970) (91) faisant ingérer des particules de matière plastique à des lapins porteurs de colliers les empêchant de caecotropher, retrouve les particules aussi bien dans les fécès dures que dans les fécès molles. Il admet qu'il n'y a pas deux transits séparés, mais un mélange puis un partage indifférent des matières pour aller former tantôt des crottes dures tantôt des crottes molles. Cette interprétation paraît confirmée par de nombreux auteurs qui constatent l'identité de composition du contenu caecal et du bol intestinal dans la première partie du côlon quelque soit le type de fécès retrouvé en aval. Les deux sortes de crottes se forment donc à partir du contenu caecal. C'est au niveau du côlon que se fait la différenciation.

Le rôle du côlon dans la différenciation des deux types de fécès apparaît encore probable à la suite des travaux de HERDON et HOVE (45) Ces auteurs constatent que malgré l'ablation du caecum le lapin continue à émettre deux types de crottes. Toutefois une portion du côlon se dilate en réservoir, peut-être s'agit-il d'un phénomène compensateur de la caecectomie. Les fécès molles sont cependant modifiées car elles ne sont plus enveloppées de mucus et sont moins riches en azote. En outre les lapins n'ingèrent plus leurs fécès molle

L'examen du contenu colique d'animaux sacrifiés à différentes heures du jour et de la nuit amène BONNAFOUS et RAYNAUD (1967) (11)

à localiser à la deuxième portion du côlon proximal. C'est à dire au segment situé 10 à 15 cm après le caecum et s'étendant sur 7 à 10 cm, le lieu où se différencient les deux types de crottes. La matière du contenu caecal sous l'intervention d'ondes péristaltiques successives se fractionne dans la première partie du côlon, chaque fraction est entourée de mucus mais c'est plus loin dans le côlon que se différencient les caecotrophes définitifs.

1.2 Mode de formation

1.2.1 Phénomènes moteurs

Il apparaît que la formation des caecotrophes débute au niveau du côlon proximal 2 à 3 heures après la fin du repas, c'est à dire lorsque les variations du pH dues à l'augmentation de la concentration en acide gras volatils (AGV) sont déjà importantes (109). Les périodes de caecotrophies s'accompagnent d'une inhibition de la motricité globale du caecum et de la jonction caecocolique. (32) Ces périodes apparaissent environ 6 heures après une hyper-activité caecale. (111) Préalablement à la caecotrophie et à l'émission de caecotrophes, RUCKEBUSCH et COLL (32) (110) observent que l'activité du côlon proximal est réduite à quelques salves potentielles.

A l'inverse, l'activité rapide du côlon distal est fortement accrue, avec des salves prolongées. On a donc une propulsion rapide des caecotrophes tout le long du côlon distal.

Dans les conditions normales, en période interdigestives le fusus coli présente des bouffées ou des séries de bouffées de potentiels qui se propagent ensuite sur le côlon distal à une vitesse relativement

lente. Ces activités peuvent représenter le travail de moulage des fécès dures et de leur lente propulsion tout au long du colon distal.

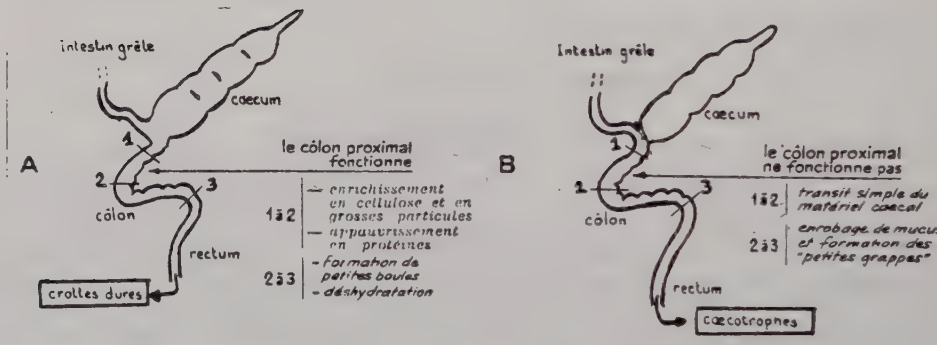

Fig n° 7 : Fonctionnement de la partie proximale du côlon chez le lapin. D'après LEBAS (75)

1.2.2 Modification de composition : Absorption

La composition des caecotrophes est, nous l'avons vu, proche de celle du contenu caecal. Il semble que la capacité d'absorption du côlon très intense lors de l'élaboration des fécès dures soit empêché probablement du fait du transit très rapide (134). Les principales modifications lors du passage du côlon sont :

- La différence de résorption d'eau qui reste néanmoins inférieure à 7%
- Une couche de mucus enrichissant les caecotrophes en matières azotées
- La fragmentation du contenu en caecotrophes.

La composition des fécès dures est très différente de celle du contenu du côlon proximal; la différence se fait dans la seconde partie du côlon proximal (l'ablation de cette partie entraîne l'excrétion d'un seul type de crotte molle) (45). A ce niveau, 71 % des micro-organismes sont lysés par un facteur secrété par le côlon proximal (12), il s'en suit une dégradation des protéines microbiennes et leur absorption. Malgré ce phénomène, les fécès dures contiennent 15 à 18 % de matière protéique. L'enrichissement en matière cellulosique proviendrait de l'addition de deux phénomènes (118) d'une part la destruction des bactéries et de l'absorption des matières azotées, d'autre part du fait du reflux sélectif dans le côlon proximal des grosses particules (63). Les particules fines et les substances solubles, de transit retardé seraient refoulées vers le caecum par une activité anti-péristaltique, tandis que les particules grossières iraient constituer les crottes dures.

2) DETERMINISME DE LA CAECOTROPHIE

Après avoir envisagé la caecotrophie sous l'angle descriptif et mécanique, essayons d'envisager la nature des phénomènes ou associations de phénomènes déterminant la transition d'un type à l'autre de fécès.

2.1 Corrélation d'ordre hormonale

2.1.1 Rôle des surrénales et des corticostéroïdes

BONNAFOUS et RAYNAUD (10) notent qu'après surrénalectomie des perturbations du rythmes nycthéméral de la caecotrophie, la morphologie des crottes d'un nycthémère entier tend à se rapprocher de celle des caecotrophes. Inversement l'injection d'hydrocortisone rétablit le rythme normal.

Le dosage de la corticostérone plasmatique hormone surrénalienne prépondérante chez le lapin montre qu'il existe une corrélation entre son taux plasmatique et le type d'excrétion momentanée de l'animal. (10)

2.1.2 Rôle de la flore caecale

La présence de la flore caecale est indispensable au comportement de caecotrophie (63); en effet MYERS (96) constate que l'apparition de la caecotrophie est concomitante chez les lapereaux avec l'implantation de la flore caecale. Ceci est confirmé par YOSHIDA et COLL (134) qui montrent l'absence de caecotrophie chez les lapins axeniques bien que la production de caecotrophes soit supérieure à celle des lapins conventionnels. Enfin la caecoectomie (45) supprime le comportement de caecotrophie.

Certains auteurs (91) ont envisagé que la flore caecale donne aux caecotrophes par l'intermédiaire d'un métabolite (AGV?) une odeur, responsable de la faim impérative pour fécès molles.

2.1.3 Comportement OBAGS

MOROT (94) le premier a mentionné l'existence d'un préambule à la caecotrophie, consistant en conduites de flairage, léchage, grattage. Ceci est repris par FAURE (30) qui produit la caecotrophie par stimulation de différents centres nerveux : hypothalamus, faisceau olfactif, basal du télencéphale, hypothalamus ventromédiam. Il décrit le comportement OBAGS :

Olfacto. Bucco. Ano. Génito. Sexuel .

Sommeil lent

Sommeil paradoxal

Comportement OBAGS

Caecotrophie

Néanmoins LEBAS (80) après les travaux de GALLOUIN montre que les lapins privés des informations olfactives et privés des informations recueillies au niveau du rectum continuaient à caecotropher. Ceci l'amène à invoquer l'intervention de messages hormonaux, peut-être même de stimulis métaboliques dont l'intégration au niveau du système nerveux central entraînerait la sensation du besoin de caecotropher.

2.2 Corrélations d'ordre biochimique

L'élévation post prandiale de la teneur en acides gras volatils paraît susceptible de jouer un rôle dans le déterminisme de la dualité d'excrétion. En effet selon les travaux de FIARAMONTI et RUCKEBUSCH (109) pour un temps de transit de 40 à 60 ' des caecotrophes, on peut déduire que leur formation dans le côlon proximal s'effectue environ 4 H après la fin du repas c'est à dire quand la concentration en

acides gras volatils est maximum dans le caecum. FIARAMONTI et RUCKEBUSCH (109) ont induit une émission de caecotrophes en injectant un mélange d'AGV dans le caecum à pH 7 (sous certaines conditions de repas).

L'hypothèse d'un rôle de déclencheur de la concentration de l'acidité volatile, par l'intermédiaire de chémorécepteurs, à l'égard de l'organisation particulière de la motricité colique conduisant à l'émission de caecotrophes, semble donc particulièrement séduisante dans sa finalité nutritionnelle. (63)

2.3 Correlations d'ordre moteur

A un certain moment " quelque chose " (63) induit la suspension ou la réduction relative du reflux sélectif du côlon proximal; celui-ci laisse échapper les contenus caeco-coliques fluides riches en fines particules et corps microbiens. Simultanément ce même quelque chose déclenche à partir du fusus coli d'intenses activités dont la migration rapide sur le côlon distal conduit pendant une période de temps limitée à l'excrétion de ces contenus les plus riches en eau, et principes nutritifs divers qui constituent les caecotrophes.

RUCKEBUSCH et HORNICKE (110) considèrent que l'évacuation des fécès dures hors du côlon distal pendant les heures de prise alimentaire est le préalable nécessaire à la propulsion rapide des contenus constitutifs des caecotrophes. Ils suggèrent donc que l'élimination des fécès dures constitue le déclencheur des intenses activités rapides traversant le côlon distal pour l'excrétion de caecotrophes.

Nous conclurons cette étude sur le déterminisme de la caecotrophie par ces propos de HORNICKE et BATCH (48). La prise de nourriture entraîne un ensemble de phénomènes digestifs, mécaniques et chimiques provoquant l'apparition de la caecotrophie.

3) DEVENIR, IMPORTANCE DES CAECOTROPHES

3.1 Devenir des caecotrophes

Lors de l'émission des caecotrophes à l'anus, le lapin fait une contorsion et prélève les caecotrophes sans les laisser tomber dans la litière. Une fois dans la bouche, les caecotrophes sont sucés puis déglutis. Au cours de leur séjour buccal, les grappes de caecotrophes se sont trouvées détruites et il ne reste que des caecotrophes unitaires conservant leur pellicule de mucus; arrivés dans l'estomac au niveau de la zone centrale, ils séjournent quelques heures en l'état avant que les mouvements de la paroi stomacale ne détruisent leur intégrité et ne les mélangent au reste du contenu de l'estomac.

Durant les quelques heures pendant lesquelles les caecotrophes maintiennent leur intégrité et surtout leur enveloppe de mucus, les microorganismes qu'ils contiennent continuent leur activité. Dès que la "membrane" muqueuse est détruite, les microorganismes contenus dans les caecotrophes se heurtent à un milieu hostile : très acide, riche en pepsine, riche en oxygène alors qu'ils sont anaérobies stricts. La majorité des cadavres "bactériens" subit alors une digestion classique.

3.2 Importance des Caecotrophes

Chaque jour, des caecotrophes émis représentent une quantité de matière sèche variant de 25 à 50 % de celle correspondant aux crottes dures. Toutefois, certains éléments laissent actuellement penser que la quantité des caecotrophes serait d'autant plus importante, en valeur relative que la quantité de l'aliment serait plus déficiente (7 Ceci rejoint les constations de HARDER (42). Sur le plan qualitatif, ces caecotrophes ont aussi leur importance; ils permettent l'utilisation des produits de la digestion des microorganismes qui seraient impossible, le caecum étant placé en arrière de l'intestin grêle.

Ils permettent aussi (101) une augmentation de plus de 50 % du temps de séjour des aliments dans l'organisme. Ceci se traduit (98) par un apport d'acides aminés indispensables réalisant une auto-supplémentation de la ration

- un apport protéique de plus de 20 %
- un apport en vitamines B et K
- un retard à l'élimination de la vitamine B 12

C LE TRANSIT DIGESTIF : MOUVEMENT DES DIGESTAS, ABSORPTION

1) MOUVEMENT DES DIGESTAS

1.1 Chronologie du transit du CE 141

LAPLACE, LEBAS, RIOPERREZ (1974) (62) ont apporté des informations sur la chronologie du déplacement d'un marqueur radioactif, Cérium 141, administré sous forme liquide. L'évacuation gastrique et le transit dans l'intestin grêle, qui se présente sous la forme de

vagues successives, sont d'une extrême rapidité puisque 30 mn après l'administration orale du marqueur, 3,6 % de la radioactivité totale sont déjà retrouvés à la base du caecum. Ce dernier fait apparaître un remplissage préférentiel, retardant relativement l'apparition de la radioactivité dans le côlon. La radioactivité administrée est après 120 mn, présente dans tout le caecum et atteint la base de l'appendice. Ensuite, elle envahit progressivement le côlon dont elle atteint l'extrémité distale 240 mn après intubation. Les données quantitatives apportent des informations nouvelles particulièrement importantes; 30 mn après l'administration, il ne reste dans l'estomac que 60,6 % de la radioactivité totale.

L'intestin grêle ne contient pratiquement jamais plus de 20 % de la radioactivité totale. La radioactivité de l'estomac et du caecum réunis est constante et égale à 80 malgré le déplacement de 14 à 20 % tantôt vers l'estomac, tantôt vers le caecum. Ceci ne peut-être que la conséquence de la caecotrophie. Ces mêmes auteurs en 1975 (62) ont effectué le même travail en fixant la radioactivité sur le granulé. Ce travail confirme la rapidité du transit dans l'intestin grêle avec cependant une certaine accumulation au niveau de l'iléon. L'évacuation gastrique paraît plus lente après 30 mn, il reste 80 % (au lieu de 60) de la radioactivité dans l'estomac. De plus, le caecum n'est pas atteint par la radioactivité à ce stade alors qu'il en contenait 4 % dans la première expérience. Mais par la suite, le remplissage caecal paraît accru puisqu'il contient 61 % de la radioactivité contre 49 après 240 mn. Le front de la radioactivité atteint le côlon

distal dès 120 mn, soit plus précocément que pour le mode d'administration liquide du marqueur. La constance relative de la somme de la radioactivité caecum estomacs est encore constatée.

L'interprétation de ces résultats nous permet de voir que les grosses particules (marquées préférentiellement dans la seconde expérience) parviennent assez rapidement au côlon distal 120 mn contrairement aux particules fines (marquées préférentiellement dans la première expérience). Ces expériences nous permettent aussi de voir que la concentration de grosses particules dans le caecum se fait tardivement.

1.2 Mouvements de contenus au niveau du carrefour iléo-caeco-colique

L'évaluation de ces mouvements a été recherchée par JOLIVET et COLL (1975) (57) par la modélisation d'un marqueur dans les différents compartiments digestifs.

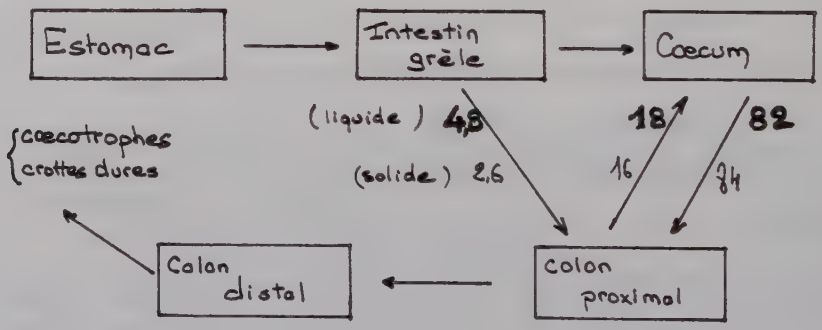

Fig n° 8 : Transit digestif chez le lapin d'après JOLIVET et COLL 1975

Une faible quantité du contenu iléal 2,6 (marqueur obsorbé) ou 4,8 % (marqueur en solution) se dirige directement vers le côlon proximal. Selon le cas 97,4 % ou 95,2 % de ce même matériel iléal pénètre dans le caecum. La fraction des contenus du côlon proximal faisant l'objet d'une propulsion est pour partie refoulée vers le caecum (16,2 % ou 18 %) et pour la partie évacuée vers le côlon distal (83,8 % à 82 %).

1.3 Temps de retention

Ces temps de retention ont été étudiés par LAPLACE et LEBAS en 1975 (71) à l'aide du Cérium 141. Globalement, les temps moyens de retention compris entre 14 H 44 et 21 H 56 sont plus longs de 3 à 4 H pour l'administration du marqueur sous forme liquide par rapport à la forme solide; ils sont également plus longs de 3 à 4 H lorsque le marqueur est administré le matin à 9 H 30 par rapport à l'administration à 16 H 30. Enfin, on peut constater qu'après 72 H, la radioactivité viscérale résiduelle est significativement plus élevée lorsqu'elle a été apportée en solution, donc lorsqu'elle s'est fixée sur des particules plus aisément recyclables.

En définitive, on peut donc retenir de ce travail que la caecotrophie est responsable d'un allongement de 3 à 4 H du temps de retention moyen dans le tube digestif.

2) LA FLORE MICROBIENNE ET L'ABSORPTION

2.1 Etablissement de la flore et composition

L'établissement de la flore digestive du lapin s'effectue entre le 4ème et le 21 ème jour de façon très lente et très irrégulière. (38) Le tube digestif reste stérile chez le lapin jusqu'au 4ème jour contrairement au rat et au poulet chez lesquels la colonisation du tube digestif par les microorganismes s'effectue dès le premier repas. La présence de la flore n'est constante qu'à partir du moment où les lapereaux commencent à ingérer un aliment complémentaire et surtout après le sevrage (115). Pour SMITH et COLL (1966) (17) ceci est dû à la présence d'un facteur antimicrobien dans l'estomac des lapereaux, l'activité de ce facteur serait liée aux graisses du lait de lapine (33).

La composition de la microflore digestive du lapin est très originale par rapport aux autres herbivores. On note en effet une absence totale des lactobacilles (38) et une dominante quasi absolue des anaérobies strictes non sporulées : Les BACTEROIDES. Ces bacilles gram + fermentent habituellement le glucose mais rarement le lactose et le fructose.

On note pour 1 g de contenu caecale 10^9 à 10^{10} bactéries dont selon MARTIN (1971) (87) :

COLIBACILLES	50 %
PROTEUS	15 %
ENTEROCOQUES	10 %
BACILLUS	10 %
LEVURES, MOISISSURES	15 %

Cette flore caecale est stable.

2.2. Absorption

Au cours de leur déplacement dans le tube digestif, les digestas subissent l'attaque de nombreuses substances secrétées par l'organisme du lapin (sucs digestifs) ou par sa flore digestive. Au niveau de l'estomac, on trouve la première attaque par l'acide chlorhydrique et la pepsine, mais la zone principale d'action de dégradation est constituée par l'intestin grêle. C'est dans cette partie du tube digestif que se trouve déversé le suc pancréatique, la paroi elle-même secrète de nombreux enzymes. C'est là que se fait l'absorption des produits simples de la dégradation (glucose, acides gras, acides aminés...) Au niveau du caecum s'effectue l'absorption de certains produits de la digestion microbienne (AGV, acides aminés, vitamines). La paroi caecale est le siège d'importants échanges actifs. Au niveau du colon se produit la lyse des microorganismes (12) et l'absorption des produits de leurs synthèses.

DIGESTION DES DIFFERENTS CONSTITUANTS DE LA RATION

Après avoir étudié l'anatomie et le fonctionnement du tube digestif, nous allons voir, au niveau de la digestion, les conséquences des particularités digestives du lapin.
Dans un premier temps, nous étudierons la digestion des glucides et surtout la digestion de la cellulose qui nous intéresse plus particulièrement, ensuite nous envisagerons rapidement les particularités de la digestion des autres constituants.

A) DIGESTION DES GLUCIDES

L'attaque enzymatique, produite par l'estomac puis par l'intestin grêle, clive les glucides en 3 fractions :

- Les oses
- Les glucides hydrolysables
- La cellulose

- les oses : Ils seront absorbés dans l'intestin grêle; après passage dans le sang, ils seront stockés dans le foie ou seront transportés au niveau des tissus et des organes.

- les glucides hydrolysables : subiront l'action des enzymes caecales d'origine alimentaire ou bactérienne. C'est HORNICKE et MACKIEWIC (49) qui ont montré l'existence d'une amylase bactérienne qui serait transportée au niveau de l'estomac par les caecotrophes permettant de dégrader l'amidon en glucose puis en acide lactique

- la cellulose: Comme nous l'avons vu dans la première partie la cellulose vraie est un polymère de glucopyranose. Les secrétions digestives normales des mammifères ne contiennent pas d'enzymes capables d'hydrolyser ce polymère. C'est grâce à sa flore caecale que le lapin trouve les enzymes capables d'hydrolyser la cellulose.

1) DEGRADATION DE LA CELLULOSE

L'absence de cellulases au niveau des sécrétions digestives normales du lapin font que cet animal serait incapable de dégrader la cellulose, s'il ne possédait une flore saprophyte.

Ceci est démontré par les travaux de YOSHIDA et COLL (134). Un lapin conventionnel à collier (c'est à dire avec une flore mais ne pouvant pas pratiquer la caecotrophie) a un CUD apparent de la cellulose brute 2 fois plus élevé que celui d'un lapin axénique (sans flore)

	Lapin conventionnel à collier	Lapin axénique
CUDa de la cellulose brute	8,5	3,6

Tableau n° 8 : Digestibilité apparente de la cellulose brute chez deux types de lapin. (134)

1.1 Modalités de la dégradation

La dégradation de la cellulose résulte d'un double phénomène :

- Une hydrolyse enzymatique d'origine bactérienne (40)
- Une fermentation libérant des acides gras

1.11 Hydrolyse enzymatique d'origine bactérienne

Les travaux de COLLS et JEUNIAUX (24) ont montré dans un premier temps l'existence d'enzymes cellulolytiques dans le caecum du lapin. Ces enzymes disloquent la molécule de cellulose en cellulodextrines puis fournissent un dissacharide réducteur : la cellobiose. Sous l'action des glucosidases, l'hydrolyse se termine par la libération d'hydrates de carbone; ces hydrates de carbone sont transformés

en pyruvate par la voie classique de la glycolyse libérant 38 ATP (109). Cette énergie mise en jeu lors de la dégradation de la cellulose est utilisée pour la production des AGV (74%), le reste étant utilisé par les bactéries pour leurs propres besoins.

1.12 Fermentation libérant des acides gras

Cette fermentation ou plutôt ces fermentations se produisent en milieu anaérobie strict, réducteur. Le résultat de ces fermentations est la production d'acides gras volatils et d'acides gras fixes.

Les composés résultant de ces fermentations sont des composés non complètement oxydés. Ils modifient le pH du milieu en sens inverse de celui provoqué par la fermentation qui attaque les protéines pour libérer les radicaux NH_3.

Volatils	Acétique	39,2 %	
	Butyrique	16,8 %	= 56,3 %
	Propionique	7,9 %	
Fixes	Succinique	12,9 %	
	Malique	8,6 %	
	Glycolique	6,7 %	= 43,7 %
	Glycérique	7,6 %	
	Glutatique	4 %	
	Lactique	2,9 %	

Fig n° 9 : Proportions relatives en acides organiques du contenu caecal. Selon MARTY (89)

Les proportions relatives des acides organiques fixes et volatils sont l'objet de variations parfois importantes d'un lapin à un

autre. On peut penser qu'elles correspondent à l'état métabolique de la microflore considérée dans sa totalité. Il s'agit en effet d'une mosaïque d'espèces, probablement caractérisées par des métabolismes différents qui expliquent ces différences de proportions. (89).

Au cours de cette dégradation se forme de l'acide lactique qui provient sans doute d'une réaction latérale ou intermédiaire des activités métaboliques d'autres groupes bactériens. (49) Son action sur la motricité caecale est importante. Nécessaire au péristaltisme intestinale et à la motricité caecale, il a été démontré (117) qu'un excès de lactate entraînait un blocage du tube digestif et conduisait à la mort de l'animal. L'absorption de cet acide s'effectue au niveau de l'estomac et de l'intestin.

On remarque aussi contrairement aux ruminants que la proportion d'acide butyrique est supérieure à celle de l'acide propionique.

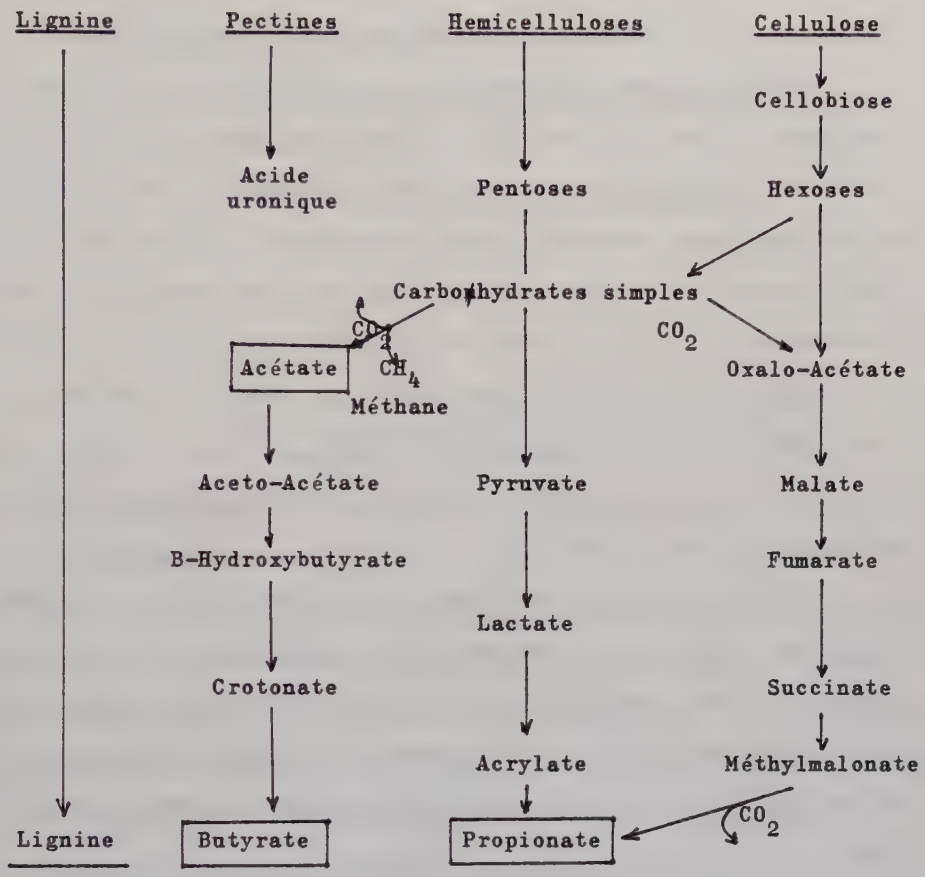

Fig n° 10 : Devenir des composants cellulosiques après dégradation et fermentation microbienne.

Le taux d'AGV au niveau caecal est maximum chez les lapins nourris ad libitum le matin, il passe par un minimum à 15 H et remonte après 17 H 30 (64). Ceci est une particularité de la fermentation de la cellulose chez le lapin.

1.2 Devenir des produits de la dégradation

Ces AGV passent activement la muqueuse caecale et se retrouvent dans le sang au niveau de la veine mésentérique antérieure (24). BEAUVILLE et COLL (5) ont montré que la différence artérioveineuse en AGV indiquait leur utilisation périphérique. L'acide butyrique dans l'aorte ne représente plus que 5 % des AGV, alors que l'acide propionique et acétique restaient au même taux.

Ceci fut confirmé par les travaux de VERNAY et RAYNAUD qui ont montré l'inversion du rapport $\frac{\text{ac butyrique}}{\text{ac propionique}}$ avant et après la paroi caecale. Ils en ont conclu que l'acide butyrique était métabolisé au niveau de la paroi (130).

Après passage de cette paroi, on peut aussi noter la disparition des acides glutariques et maloniques et l'apparition d'acide lactique en quantité plus importante. Ceci laisse supposer au niveau du métabolisme de la paroi l'utilisation comme matériel énergétique de ces acides, qui serviraient aux échanges pariétaux notamment des AGV. (98).

BONNAFOUS et RAYNAUD (14) ont montré que si la fermentation n'avait lieu qu'au niveau du caecum (24), l'absorption, elle, pouvait aussi s'effectuer au niveau du côlon. A différents niveaux du gros intestin, on retrouve la même proportion des trois AGV dans le matériel et la même proportion dans le plasma des veines irrigant cet organe.

L'absorption préférentielle du butyrate peut s'expliquer par

la transformation du butyrate en corps cétoniques. (14)

2) DIGESTIBILITE ET VARIATION DE LA DIGESTIBILITE DE LA CELLULOSE BRUTE

2.1 Digestibilité de la cellulose brute

On exprime la digestibilité d'un aliment à l'aide du coefficient d'utilisation digestive apparent que l'on schématise par CUDa. Ce coefficient représente :

$$\frac{\text{Quantité d'aliment ingéré - Quantité excrété}}{\text{Quantité ingéré}}$$

Dans tout ce qui suit, l'abréviation CUD est le coefficient d'utilisation digestive apparent.

La cellulose vraie cristallisée est assez digestible, néanmoins elle peut rester indigérée du fait des liaisons entre les chaînes par les ponts hydrogène. Mais la limitation majeure de la digestion vient de l'association des structures moléculaires entre les chaînes de cellulose et de l'association lignine - hémicellulose. (127)

Les pectines sont elles à 100 % digestibles. (127)

Les hémicelluloses sont incomplètement digestibles mais toujours plus que la cellulose. (59)

La limitation de la digestion des hémicelluloses vient de la liaison entre la chaîne de xylane et la lignine. (127)

La lignine est le constituant membranaire le plus indigestible.

La dégradation dans le caecum du lapin est limitée du fait des fermentations anaérobies. Certaines lignines à bas poids moléculaires

peuvent être absorbées et excrétées dans les urines, (127) ce qui explique la digestion apparente de la lignine dans les plantes immatures.

En résumé : un composant très digestible : les pectines;
deux composants de digestibilité moyenne : les hémicelluloses et la cellulose cristallisée.
La lignine quant à elle est pratiquement indigestible.

Le CUD le plus souvent retenu pour la cellulose brute chez le lapin se situe entre 20 et 40. (113) Cette valeur varie donc du simple au double. Etudions les causes de variations de cette valeur.

2.2 Variations de la digestibilité liées à l'animal

2.21 Variation selon l'individu

2 lapins de même âge, même souche, même sexe ne digèrent pas exactement de la même manière; Proto a comparé les CUD de 20 lapins consommant le même aliment. Le coefficient de variation mesure les fluctuations enregistrées d'un animal à l'autre, en pourcentage de la valeur moyenne. On peut constater que la matière sèche, la matière azotée et l'extractif non azoté sont digérés avec une plus grande régularité que le reste de la ration notamment la cellulose brute et surtout la lignine.

Eléments digérés	CUD_a	Coefficient de Variations %
Matière sèche	48,9	5,6
Protéines brutes	68,3	4,3
Matières grasses	28,9	45,1
Fibres brutes	18,5	25,0
Lignine	15,5	74,5
E.N.A.	58,5	7,2

Tableau n° 9 : Variation des CUD obtenus après ingestion d'un même aliment par 20 lapins. D'après PROTO 1964 (105)

2.22 Variation selon l'âge, le sexe et la race

MARTY (1963) (90) a montré l'évolution du CUD de la cellulose avec l'âge, il trouve une diminution significative du CUD de la cellulose brute après le sevrage comme nous montre le tableau n° 10

LEBAS (68) montre une incidence notable du sexe sur le CUD de la cellulose chez l'adulte; la femelle utilise mieux ce nutriment que le mâle. Cette différence n'existe pas chez les animaux en croissance. Enfin LEBAS a obtenu une différence significative au niveau du CUD de la cellulose brute en étudiant ce paramètre chez des lapins Néo-Zélandais et Californiens. Ce dernier utiliserait moins bien la cellulose brute. On peut donc envisager une influence de la race sur l'utilisation de la cellulose.

Nombre de semaines après le sevrage	CUD de la cellulose brute
1	49,3
2	40,0
3	23,4
4	44,6
5	36,4
6	26,7
7	23,3

Tableau n° 10 : Evolution du CUD de la cellulose brute chez le lapereau après sevrage (MARTY 1963) (90). LEBAS (68) montre lui aussi une diminution du CUD de la cellulose entre la 6ème et la 9ème semaine d'âge.

2.23 Stade pysiologique de l'animal

L'utilisation digestive de la matière sèche diminue au cours du temps chez la lapine en gestation; par contre les CUD moyens sont semblables chez des sujets en croissance ou en lactation pour le même aliment. (67)

2.3 Variation de la digestibilité de la cellulose brute due au végétal

La variation de la digestibilité de la cellulose brute peut s'expliquer dans une première mesure par la différence de sa composition. Nous avons vu précédemment que les composés pectiques étaient très digestibles alors que la lignine était pratiquement indigestible.

Cette différence de composition varie suivant l'espèce végétale et ceci se retrouve au niveau de la digestibilité.

La cellulose de la pulpe de betteraves est nettement plus digestible que la cellulose de luzerne. (fig 9)

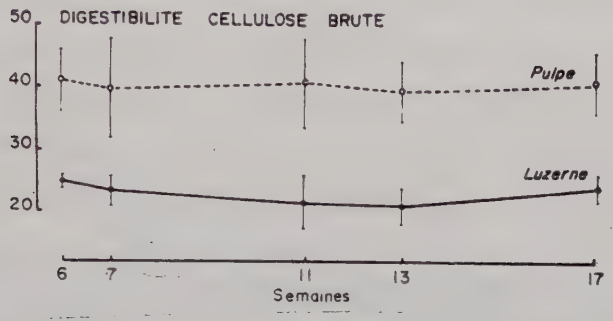

Fig n° 9 : Comparaison de la digestion de la cellulose chez le lapin en fonction de l'âge et de deux aliments. d'après CANDAU et COLL (48)

Sur cet exemple, la pulpe de betteraves est riche en cellulose vraie alors que la luzerne est plus riche en lignine. Dans un second lieu, nous avons vu que la différence de composition variait avec l'âge et le stade végétatif du végétal; il en est de même pour la digestibilité de la cellulose. (56)

La digestibilité de la cellulose brute diminue quand la plante vieillit en même temps qu'augmentent les proportions de tiges, de tissus lignifiés, de membranes et de lignine. (fig n°5) Tout cela, selon JARRIGE (56) vient du fait que les bactéries cellulolytiques doivent venir au contact des structures membranaires de la plante pour les digérer car leurs enzymes sont fixés à l'extérieur de leurs enveloppes et diffusent peu. La lignine constitue alors un obstacle

physique à l'action des enzymes.

Récemment WOLTER (133) attribue cette diminution de la digestibilité au degré sans cesse accru de complexité de polymérisation et de liaison entre hémicellulose et lignine. Cette hypothèse est confirmée par le fait que des traitements alcalins, des pailles notamment, accroissent la digestibilité de ces pailles en cassant les liaisons lignine - xylanes. (124) La délignification totale rend les polyholosides presque entièrement digestibles. (97)

2.4 Variation de la digestibilité de la cellulose en fonction de la ration.

Nous ne relaterons dans cette partie que deux expérimentations montrant l'influence de la ration sur la digestibilité de la cellulose.

Tout d'abord les travaux de PROTO et FIUIZIO (1964) cités par LEBAS (67) montrent que lorsque la teneur d'un sorgho fourrager en cellulose brute passe de 25 % à 39 %, le CUD de cette cellulose brute évolue de 27 % à 17 %. Ceci amène LEBAS à conclure qu'une élévation du taux de cellulose de la ration se traduit en général par une baisse de sa digestibilité.

Les travaux de TELEKI et DARWISCH (122) (1969) montrent que sur des lapins en croissance l'addition de 3 ou 6 % de graisse à un régime témoin provoque une diminution du CUD de la cellulose brute. (tableau n° 11).

	TEMOIN	TEMOIN + 3 % graisse	TEMOIN + 6 % graisse
CUD Cellulose brute	36,8	27,7	17,9

Tableau n° 11 : CUD de la cellulose brute pour des rations à teneur variable en lipides. D'après TELEKI et DARWISCH (1969) (122)

Nous terminerons cette partie sur la digestibilité de la cellulose en résumant (tableau n° 12) la teneur par rapport à la matière sèche et le CUD des principaux composants des aliments concentrés destinés aux lapins.

Composants	Teneurs en cellulose brute / matière sèche	CUD de la cellulose brute
Avoine	12,2	15,0
Blé	5,3	59,6
Maïs	2,6	71,8
Orge	6,5	19,8
Riz	2,4	39,6
Sarrasin	12,7	16,5
Son de blé	13,1	28,4
Foin de pré	29,2	22,0
Luzerne désh.	27,9	28,0
Pulpe better.	17,1	42,0
Tx (3) arach.	6,0	48,4
Tx calza	13,3	40,0
Tx caprah	20,9	77,8
Tx lin	8,7	20,5
Tx moutarde	10,7	32,2
Tx palmiste	19,9	39,9
Tx soja	7,0	29,8
Tx tournesol	40,9	14,4
Tx tournesol	20,1	16,0
Farine poisson	-	-

(3) Tx = Tourteau de ...

Tableau n° 12 : Coefficient d'utilisation digestive de la cellulose brute pour les composants principaux des aliments concentrés destinés au lapin. (133)

B) DIGESTION DES AUTRES CONSTITUANTS

1) PROTIDES

La digestion des protides s'effectue dans l'intestin grêle après solubilisation et dégradation par les sucs pancréatiques et intestinaux. Mais cette digestion n'est que très rarement complète et c'est un mélange de protéines partiellement dégradées et de résidus d'enzymes qui va pénétrer dans le caecum. (27)

L'apparition ou les modifications des produits du métabolisme protéique microbien commencent à la fin de l'iléon. Dans le caecum les bactéries dégradent les protéines alimentaires en acides aminés voir en acides cétoniques et en ammoniac par désamination.

Ces acides aminés sont soit :

- assimilés directement
- dégradés
- utilisés par les bactéries pour effectuer la synthèse de nouveaux acides aminés.

Ces acides aminés entrent dans la composition des protéines bactériennes. (6) Dans le côlon, les métabolismes microbiens se poursuivent à l'intérieur des caecotrophes. Les bactéries produisent facilement l'Alanine, l'Acide aspartique, l'Acide glutamique. Elles ont par contre des difficultés à synthétiser la méthionine qui est le facteur limitant de la ration. Après caecotrophie, les acides aminés et les protéines bactériennes sont récupérées. Selon NATALYS (98), l'apport protéique réalisé par la caecotrophie est de 20 %. Le coefficient d'utilisation digestive des protéines est assez bon,

de l'ordre de 60 à 80.

2) LES LIPIDES

Les graisses ne sont pas dégradées dans l'estomac, la lipase du suc gastrique étant pratiquement inactive. L'émulsion et l'hydrolyse des graisses s'effectuent dans l'intestin grêle.

L'absorption s'effectue in situ pour une partie.

L'autre partie subit l'action des microorganismes au niveau du côlon et du caecum. Hydrolysés ils donnent des acides gras qui permettront la synthèse par la flore de nouveaux lipides.

Le coefficient d'utilisation digestive des lipides est très élevé surtout pour les acides insaturés en C 18 de l'ordre de 90 à 100.

3) VITAMINES ET MINERAUX

La microflore synthétise les vitamines B et K dans le caecum; Elles sont réabsorbées dans les caecotrophes. La caecotrophie retarde l'élimination de la vitamine B 12.

L'eau et les sels minéraux sont absorbés non seulement par l'intestin grêle mais également par le côlon. Les bactéries favorisent l'absorption du fer et incorporent le soufre dans les acides aminés soufrés (cystine et méthionine).

ROLE DE LA CELLULOSE SUR L'ANATOMIE ET LA PHYSIOLOGIE DIGESTIVE

La cellulose brute possède au niveau alimentaire deux rôles principaux qui ont tendance à s'opposer.

- D'une part la fourniture énergétique assurée par la partie digestible, en rapport avec la richesse en hémicellulose et en cellulose vraie peu polymérisée et peu ligninfiée;

- D'autre part la satisfaction d'un besoin d'encombrement dépendant de la fraction indigestible qui a pour mérite de faciliter le transit digestif et l'évacuation fécale. En ce domaine, l'indigestible cellulosique agit vraisemblablement de deux façons, d'abord comme substance inerte mais aussi grâce à des propriétés hygroscopiques.

- En plus chez le lapin, la cellulose semble avoir comme chez l'homme, une action sur le métabolisme des graisses, sur la flore digestive et semble chez le lapin seule pouvoir expliquer la trichophagie.

ROLE ENERGETIQUE DE LA CELLULOSE

FURRER en 1966 (37) a étudié l'utilisation énergétique de la cellulose brute et par là même de ses différents composants.

Tableau n° 13

par kg MS en Kcal	A (1)	B (2)	C (3)	D (4)
E. brute.	4681	4218	4151	4136
E. digestible.	824	2318	578	3060
E. métabolisable.	861	2384	641	3210

Tableau n° 13 : Utilisation énergétique de la cellulose (37)

(1) Le régime A est composé de glucides membranaires, riches en tiges (cellulose 52,7 %; hémicellulose + pectine 18,8 %; lignine 15%)

(2) Le régime B est composé essentiellement de cellulose vraie 69 % et d'hémicelluloses et pectines (27,89 %)

(3) Le régime C est composé de cellulose vraie (90,01 %)

(4) Le régime D est composé d'hémicelluloses et de pectines

A la faveur de ce tableau, on se rend compte du potentiel énergétique de la cellulose brute et de ses différents constituants. Par contre la deuxième ligne nous montre le faible rendement énergétique de ces composés, elle nous montre aussi que les hémicelluloses et les pectines sont du fait de leur digestibilité de meilleurs éléments énergétiques que la cellulose vraie ou que la lignine.

D'après HOOVER, HEITMANN (47) et LEBAS (82) la cellulose brute ne semble être responsable que de 9 % de la fourniture énergétique totale. Paradoxalement le lapin semble capable de couvrir ses besoins énergétiques avec des rations riches en cellulose 16 % et peu

concentrées en énergie. On pense expliquer ce paradoxe par le recyclage plus important de la ration du fait de la cœcotrophie.

ROLE SUR LE TRANSIT DIGESTIF ET SUR L'EVACUATION FECALE

Nous avons précisé en introduction à ce chapitre la dualité entre le rôle de substance inerte des fibres et le rôle plus spécifique dû à des propriétés hygroscopiques; voyons tout d'abord ce que nous qualifieront par rôle de lest.

1) Rôle de lest

C'est en 1948 que ABGAROWICZ (1) constata que la consommation de matière sèche chez les animaux domestiques était d'autant plus forte que le taux de matière sèche organique non digestible de l'aliment était plus élevé. L'auteur en déduisit un rôle essentiellement mécanique de la cellulose qui devait être considérée comme un élément de lest accélérant le transit.

Cet effet peut-être rempli au besoin par tout composant indigestible, spontanément présent dans la ration tel qu'un excès de minéraux ou introduit dans le but de se substituer à la cellulose. (WOLTER (133).)

Ceci a été démontré chez le lapin par COLIN et COLL (22). Ces auteurs ont étudié le remplacement quasi total de la cellulose par des lests minéraux inertes en espérant reconstituer un lest comparable à celui provoqué par la partie indigestible de la cellulose. Pour étudier ces phénomènes COLIN et COLL ont comparé 4 régimes, le premier étant appelé sans lest (A) avec 3 % de cellulose brute,

le second étant appelé vermiculite (B) avec 2,5 % de cellulose brute et 10 % de vermiculite, le troisième étant appelé sable (C) avec 2,5 % de cellulose brute et 10 % de sable de FONTAINEBLEAU, le quatrième étant un régime normal avec 12 % de cellulose brute.

Pour les performances, les régimes B et C ont donné des résultats intermédiaires entre A et D, sans lésion digestive pour le régime B. Les résultats obtenus avec le sable ne sont que difficilement interprétables du fait de la corrosion de cet élément vis à vis de la muqueuse digestive.

Ceci prouve donc que pour le transit digestif du lapin, un aliment de lest est indispensable. La vermiculite lest minéral peut assurer ce rôle, la cellulose aussi; on attribuera ce rôle de lest, joué par la cellulose, à sa fraction indigestible et en particulier à la lignine (133). Mais les performances obtenues montrent que le rôle digestif de la cellulose n'est pas exclusivement un rôle de lest.

2) ROLE OSMOTIQUE

2.1 Pouvoir d'hydratation des fibres

L'hydratation des fibres s'effectue par absorption d'eau à la surface des particules fibreuses et par occupation des espaces intermoléculaires. Plusieurs facteurs influencent le pouvoir d'hydratation des fibres : des facteurs physiques, chimiques, les conditions d'ambiance. Les facteurs physiques sont essentiellement dûs à la structure des fibres. Plus les fibres sont riches en liaisons intermoléculaires et en liaisons entre chaînes, plus l'eau est emprisonnée et plus les

fibres absorbent d'eau; il en est de même plus les particules sont grosses.

Les facteurs chimiques sont dûs à la variation de composition : les hémicelluloses et les pectines sont beaucoup plus hygroscopiques que la cellulose et la lignine. La variation en teneur de ces différents éléments dans les fibres expliquera en partie leurs différentes capacités d'hydratation.

La présence de résidus sucrés avec groupements polaires libres augmente leur capacité d'hydratation.

Comme condition d'ambiance, nous retiendrons le pH qui influence l'hydratation des pectines.

L'hydratation des fibres a des effets physiologiques importants; (58) elle entraîne :

- une réduction de la pression intraluminale
- une accélération du transit
- une augmentation de l'évacuation des selles

2.2 Résine échangeuse de cations

Les fibres en général et plus précisément la lignine agissent comme une résine échangeuse de cations à l'égard de la muqueuse du côlon. Elles interviennent ainsi dans le métabolisme des électrolytes et des minéraux. (58)

On a noté chez l'homme, qu'une augmentation du taux des fibres dans la ration se traduisait par une augmentation de l'excrétion du calcium et du phosphore (36).

Intervenant dans le métabolisme minéral, électrolytique et dans le métabolisme de l'eau, les fibres ont un rôle osmotique incontestable. Ces propriétés osmotiques interviennent au niveau du transit et de l'évacuation des selles, ainsi que sur la cœcotrophie.

3) INFLUENCE DES FIBRES SUR LA MOTRICITE DIGESTIVE

FIORAMONTI et COLL (31) ont étudié l'influence de deux régimes, contenant des glucides membranaires différents, sur la motricité digestive. Ils ont noté entre un aliment à base de pulpe de betteraves (très digestible) et un aliment à base de luzerne (avec une fraction importante d'indigestible) des différences quant à la motricité due à des facteurs physiques et métaboliques. La motricité gastrique, évaluée par l'enregistrement des complexes myoélectriques, montre une augmentation avec le régime pulpe, ceci ayant pour origine l'évacuation du contenu de l'estomac rendue difficile du fait de la nature physique de l'aliment (31). Il en est de même pour le côlon.

Le cœcum ne présente pas de variation quant au nombre total de contractions, mais par contre le cœcum présente avec le régime pulpe une baisse de motricité pendant la cœcotrophie supérieure à celle du régime luzerne. FIORAMONTI et COLL expliquent ce phénomène comme étant dû à la plus grande quantité d'acides gras volatils produite dans le cœcum.

L'hypothèse de BENLAMLIH (6) suivant laquelle il existerait dans le cœcum des chémo-récepteurs sensibles à la concentration d'acides gras volatils semble confirmée.

Donc les glucides membranaires agissent sur la motricité gastrique et colique par la forme physique de l'aliment mais ils interviennent aussi par leurs métabolites les AGV sur la motricité cœcale.

Donc les glucides membranaires très digestibles vont entraîner une augmentation du taux d'acides gras volatils (121) et à partir d'un certain taux de ces AGV une inhibition de la motricité cœcale.

4) CONCLUSION

4.1 Expérience de HOGSON

HOGSON (1975) (46) nourrit un premier lot de lapins pendant 4 mois avec un régime très digestible. Les lapins présentent des fécès peu abondantes et un temps de transit allongé (prélude classique à l'apparition de diarrhée) puis une diarrhée. Un deuxième lot est nourri avec le même régime auquel on ajoute du lactulose. HOGSON constate dans ce 2e régime l'absence de diarrhée, une excrétion fécale 3 ou 4 fois plus importante, et une normalisation du temps de transit.

Le lactulose est un disaccharide synthétique non hydrolisé par les enzymes intestinales, ni absorbé par l'intestin.

Son action laxative relève pour partie :

- d'un effet osmotique
- de sa transformation par le côlon en acides lactiques et acétiques
- d'une diminution du pH

4.2 Conclusion

Ces travaux illustrent bien l'action des composés membranaires

sur le mécanisme de la digestion :

- un effet osmotique
- une action des métabolites sur le métabolisme cœcale
- une action physique des fibres sur l'estomac et le côlon
- une action de lest sur le tube digestif

AUTRES ROLES DE LA CELLULOSE CHEZ LE LAPIN

1) ROLE SUR L'ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF

1.1 Influence sur le développement des organes

LEBARS signale (65) que des lapins ayant subi l'ablation du cœcum régénèrent cet organe s'ils disposent de fourrage grassier alors qu'ils ne le font pas s'ils ne disposent que d'aliments concentrés.

ROSSILET (108) montre que la proportion $\frac{\text{poids du TD}}{\text{poids vif de l'animal}}$ augmente de façon significative lorsque le taux de cellulose d'un régime passe de 10 à 20 % de la ration. Il montre aussi que le rapport $\frac{\text{poids de l'estomac}}{\text{poids vif de l'animal}}$ passe de 0,7 % (± 0,2) à 1,3 (± 0,2) lorsque le régime passe de 10 à 20 % de cellulose brute.

HOOVER et HEITMANN (47) ont noté une augmentation de 30 % du volume du cœcum lorsqu'ils passaient d'un régime de 17 à 34 % de cellulose brute.

Il existe donc une relation entre taux de cellulose et volume du cœcum, poids de l'estomac et développement du tube digestif en général.

CANDAU et COLL (19) en 1978 ont comparé deux régimes alimentaires, l'un à base de pulpe de betterave déshydratée et l'autre à base de luzerne déshydratée et leur influence sur le développement des organes digestifs pendant la croissance.

Pour CANDAU, le régime exerce une influence marquée sur

l'estomac et l'ensemble cœcocolique, le foie et l'appendice. Les effets ne sont en général significatifs qu'à partir de 9 semaines. Le régime pulpe se caractérise par :

- hypertrophie et distention de l'estomac
- développement volumétrique et pondéral du cœcum

Le régime luzerne se caractérise par :

- développement pondéral plus important du foie et de l'appendice.

L'augmentation du volume et du poids du cœcum avec le régime pulpe est accompagné d'un accroissement des concentrations en AGV totaux du contenu de l'organe. CANDAU et COLL émettent l'hypothèse que la plus grande fermentescibilité des glucides du régime pulpe est responsable de la plus grande quantité d'AGV formés au niveau cœcal. Ils supposent ensuite qu'une stimulation chimique de ces métabolites agit sur le développement de la paroi du cœcum.

Le développement du tube digestif est donc à mettre en rapport avec le taux et la nature de la cellulose du régime.

1.2 Altération des organes

ROSSILET * (108), COLIN et COLL ** (22) lors de la comparaison de 2 régimes sans lest A et avec cellulose régime D ont noté entre autre chose une altération de la muqueuse intestinale et la présence de poches de gaz au niveau de l'estomac et du cœcum dans le régime sans lest, alors que les lapins nourris avec le régime cellulose ne présentaient pas de lésions digestives. Ils en concluent donc un rôle protecteur de la cellulose au niveau des organes.

2) ROLE SUR LE CONTENU DU TUBE DIGESTIF

2.1 La trichophagie

Lors de leurs expérimentations COLIN et COLL (22) ont noté dans le régime"sans lest" une quantité très importante de poils. Ils ont appelé ce phénomène : faim de lest, comme si les lapins privés d'un aliment cellulosique comblaient cette carence par une faible consommation de leur fourrure ou de celle de leurs congénères. Cette observation avait été faite par LEBAS (72); c'est ce phénomène que l'on nomme : Trichophagie.

2.2 Influence de la cellulose sur la flore cœcale

Les micro organismes du côlon du lapin sont en situation de symbiose. Mais cette symbiose ne peut exister que dans certaines conditions de milieu (pH, température, pression osmotique...). Si ces conditions ne sont pas respectées, la symbiose se rompt; c'est ce qui se passe dans les cas d'alimentation très riche en azote et pauvre en cellulose. L'afflux de nutriment provoque une prolifération de la flore au détriment de l'équilibre flore-animal. Alors apparaissent des désordres généraux (diarrhée, mort...).

3) ROLE SUR LE METABOLISME DES GRAISSES

Les animaux et les humains qui ingèrent des régimes à haut taux de fibre excrètent plus de bile, plus de stérols et plus de graisses (28). Du fait de son pouvoir de liaison, la lignine augmente l'excrétion des acides et des sels biliaires ayant ainsi un rôle hypocholestérolemiant.

INFLUENCE DE LA CELLULOSE AU NIVEAU DE L'ELEVAGE

Nous verrons tout d'abord les effets de la cellulose sur l'alimentation : consommation alimentaire, efficacité digestive Dans une seconde partie, nous étudierons l'influence de la cellulose sur les performances zootechniques. Enfin nous verrons l'incidence pathologique de la cellulose au niveau digestif.

INFLUENCE DE LA CELLULOSE SUR L'ALIMENTATION

1) INFLUENCE SUR LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE

1.1 Matière sèche

1.1.1 Influence du taux de cellulose

HOOVER ET HEITMANN (1972) (47) ont observé une augmentation de l'ingestion alimentaire de matière sèche en même temps qu'ils augmentaient le taux de cellulose de la ration; mais la différence non significative, due à de trop grandes variations, ne leur permit pas de conclure.

LEBAS (1975) (73) à partir d'un régime de base à 10,6 % de cellulose brute et prenant comme cellulose additionnelle de la cellulose de bois purifiée, montra la nette influence du taux de cellulose sur la consommation alimentaire de matière sèche et concluait à une augmentation de consommation parallèle à l'augmentation du taux de cellulose.

	A	B	C
Cellulose brute	26,6 %	18,6 %	10,6 %
Consommation alimentaire matière sèche	161 G	157 G	132 ± 7 G

Tableau n° 14 : Evolution de la consommation de matière sèche avec l'évolution du taux de cellulose.
D'après LEBAS (73)

ROSSILET (1977) (108) arrive aux mêmes conclusions après avoir constaté ce fait avec des aliments de compositions différentes; (tableau n° 15) (Luzerne; Blé, Orge; aliment du commerce) puis après avoir employé le même aliment en faisant varier le taux de cellulose avec de la cellulose de bois (reprenant l'expérience de LEBAS).

	Luzerne	C_{17}	Blé-Orge
Cellulose brute	27,4 %	10,7 %	4,0 %
Consommation alimentaire matière sèche	$166,4 \pm 2,4$ g	$155,7 \pm 1,1$ g	$91,1 \pm 1\ 0$ g

Tableau n° 16 : Evolution de la consommation de matière sèche avec l'évolution du taux de cellulose.
D'après ROSSILET (108).

Donc une augmentation du taux de cellulose provoque une augmentation de l'ingestion de matière sèche.

1.1.2 Influence de la nature de la cellulose

ROSSILET (108) sans en conclure du rôle exact de la nature de la cellulose, relève dans son expérimentation le fait suivant :

Le régime standard C_{17} (régime du commerce) est plus consommé que des régimes contenant des teneurs en cellulose plus fortes de 2 à 4 %

TABLEAU N° 15 COMPOSITION DES REGIMES EXPERIMENTAUX DE ROSSILET (108)

	Aliment C_{17} commerce	Luzerne	Blé Orge	A	B	C	D sans lest	E Cellulose	F Sable	G Vermiculite
Matière sèche	95,2	92,2	91,0	92,7	91,1	91,4	89,7	92,8	90,8	94,3
Matière azotée Totale % matière sèche	23,64	21,91	17,00	33,4	22,0	21,6	20,4	21,9	17,7	20,5
Cellulose % matière sèche	10,4	27,4	4,0	28,0	13,5	3,3	3,2	11,9	4,4	4,3
Matière Minérale	9	-	-	-	-	-	6,7	6,5	15,9	16,1
Cellulose de bois purifiée % du régime				30	12	0		12		

ROSSILET attribue ces variations au fait que les régimes B et E (tableau n° 15) renferment de la cellulose de bois purifiée alors que la cellulose du régime C_{17} a une origine variée. Il envisage donc, outre une influence du taux, une influence de la source de cellulose.

1.1.3 Interprétation de LEBAS

L'interprétation généralement admise pour tenter d'expliquer l'accroissement des niveaux d'ingestion est basée sur la teneur en énergie digestible (E_D) du régime. Dans ce sens, il est possible d'admettre que l'introduction de cellulose dans la ration aboutit à une diminution de la concentration en énergie digestible, sans autre effet important.

Lorsque la teneur en énergie digestible de la ration diminue, par suite d'addition de cellulose, le lapin en croissance augmente son niveau d'ingestion de matière sèche de manière à tenter d'assurer un apport constant d'énergie comme il ressort du tableau suivant :

	A	B	D	C
E_D des aliments K Cal/g	2138	2552	2888	3072
% Cellulose	26,6	18,6	10,6	10,6
Matière sèche ingérée g/j	161	157	147	132
E_D ingérée KCal/j	373	434	436	441

E_D = Energie digestible

Tableau n° 17 : Influence de la teneur en énergie digestible sur la consommation alimentaire des lapins en croissance. (LEBAS 1975) (73)

LEBAS en conclut qu'avec des régimes ayant les mêmes équilibres azotés, minéraux et ne différent que par la teneur en cellulose, les lapins sont capables d'ajuster leur consommation énergétique (dans cette expérience) à 434 - 441 kcal par jour tant que la consommation du régime est restée inférieure à 18 % de cellulose brute.

Nous pouvons donc admettre avec LEBAS que pour tenter de maintenir un apport constant en énergie digestible, les lapins augmentent leur consommation alimentaire de matière sèche en même temps que le taux de cellulose de la ration augmente.

DAVIDSON et SPREADBURY (120) ont confirmé que l'énergie digestible et métabolisable des aliments décroit avec l'augmentation de la

teneur en ADF, mais l'ingestion quotidienne d'énergie métabolisable reste constante à 1100 KJ (260 KCal).

1.2 Influence sur la consommation alimentaire de matières azotées et sur la consommation de cellulose

1.2.1. Matières azotées :

ROSSILET affirme (108) qu'à niveau azoté égal toute élévation du taux de cellulose de la ration entraîne une augmentation de la consommation de matière azotée; cette augmentation va de 2,2 à 18 % par point de cellulose supplémentaire.

1.2.2. Cellulose :

Au cours de son expérimentation, ROSSILET (108) montre que l'addition de cellulose à un régime s'accompagne d'un accroissement des consommations alimentaires de cellulose. Pour lui, cet accroissement serait en rapport avec l'accroissement de consommation de matière sèche.

Lorsque cet auteur rapporte l'ingestion de cellulose à l'ingestion de cellulose digestible, il remarque que l'ingestion de cellulose digestible de ses régimes expérimentaux est toujours supérieure à celle des régimes témoins. Il émet l'hypothèse que les animaux essaient, à partir de la cellulose de "recycler" ou de "produire" les éléments nutritifs qui font défaut dans les régimes expérimentaux. Cette hypothèse expliquerait l'accroissement de l'ingestion de cellulose dans son expérimentation.

2) INFLUENCE SUR LE COEFFICIENT D'UTILISATION DIGESTIVE

2.1 Influence sur le coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche

L'élévation de la teneur en cellulose de la ration provoque une diminution de l'utilisation digestive apparente de la matière sèche. Ceci résulte des travaux de BESEDINA et PERE'LDIK (8) (7). Ceci fut confirmé par HOOVER et HEITMANN (47) et LEBAS 1975 (73) comme le montre le tableau n° 19.

ROSSILET (108) observe que les lapins utilisent la matière sèche de façon pratiquement identique pour un régime considéré. Il observe que le CUD de la matière sèche est d'autant meilleur que le taux de cellulose brute de l'aliment est faible. De ces observations, il dégage que le CUD de la matière sèche diminue de 1 à 2 % par point de cellulose additionnelle.

2.2 Influence sur l'utilisation digestive de la matière organique

Comme pour la matière sèche, toujours les mêmes auteurs, remarquent une diminution de CUD de la matière organique avec l'augmentation du taux de cellulose.

ROSSILET dégage une notion intéressante dans une expérience où la cellulose est remplacée par des lests minéraux (vermiculite,sable). Il observe que le CUD de la matière organique n'est pratiquement pas déprimé, dans les régimes sable et vermiculite, contrairement au régime cellulose.

	sans lest D	12 % Cellulose bois E	10 % Vermiculite F	10 % Sable G
Matière organique % de l'aliment	83,0	86,3	74,9	78,2
Cellulose brute % de l'aliment	3,2	11,9	4,4	4,3
CUD Matière organique	93,0	84,7	92,5	91,5

Tableau n° 18 : Variation du CUD de la matière organique en fonction du taux de cellulose et en fonction de différents lests. D'après ROSSILET (108)

Cela tenderait à prouver que seule la cellulose est responsable chez le lapin de la dépression de l'utilisation digestive apparente de la matière organique. On peut expliquer cela par une accélération du transit intestinal, une augmentation des pertes fécales endogènes, sous forme de corps microbiens et de produits de desquamation de la muqueuse intestinale (133).

		A	B	C	Signification Statistique
Taux de cellulose %		26,6	18,6	10,6	
CUD apparent	Matière sèche %	50,8	57,5	68,1	Hautement significatif
	Matière organique %	54,0	61,9	73,3	Significatif
	Azote %	82,1	78,6	81,3	Non signifiwatif
	Energie %	55,3	66,6	79,9	Hautement significatif
ENERGIE DIGESTIBLE kgcal/kg		2138	2552	3072	

Tableau n° 19 : Contrôles de digestibilité de 3 aliments expérimentaux par leur taux de cellulose brute (de même nature). D'après LEBAS 1975

2.3 Influence sur l'utilisation digestive de l'azote

HOOVER et HEITMANN (1972); LEBAS (1975) tableau n° 19, remarquent que le CUD apparent des protéines ne paraît pas effecté par les variations du taux de cellulose des régimes.

ROSSILET au cours de son expérimentation note que, la différence d'utilisation digestive de l'azote dans plusieurs de ces régimes est significative; cette différence traduit une augmentation du CUD

de l'azote quand le taux de cellulose de la ration augmente.

Pour expliquer cela ROSSILET émet l'hypothèse suivante :

- l'action de la cellulose sur l'utilisation digestive de l'azote se situerait au niveau du recyclage des principes alimentaires par une excitation des phénomènes de cœcotrophies, améliorant ainsi la digestion des matières azotées.

3) INFLUENCE SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Les résultats acquis avec des rations à faible teneur en cellulose (3 - 4 %) ont montré que ces régimes entraînaient une modification du comportement alimentaire des lapins. Ceux ci n'ingèrent plus une partie de leurs cœcotrophes. Dans le régime Blé Orge de ROSSILET les lapins ont délaissés 3,3 à 5,9 g de MS par jour sous forme de cœcotrophes; dans le régime C, de 1,8 à 5,5 g de MS par jour. Néanmoins ROSSILET affirme que ce phénomène ne révèle pas de perte de poids significative.

L'hypothèse retenue par ROSSILET pour expliquer cette modification du comportement de cœcotrophie est la suivante :

- la modification du transit digestif et de la motricité intestinale est dûe à des lésions du tube digestif. Ces lésions sont des poches de gaz au niveau de tous les réservoirs digestifs sauf au niveau de l'estomac.

INFLUENCE DE LA CELLULOSE AU NIVEAU DES PERFORMANCES ZOOTECHNIQUES

1) INFLUENCE SUR LA CROISSANCE PONDERALE :

Il semble que la croissance et le gain de poids ne soient pas modifiés par la variation de la teneur en cellulose; néanmoins cette variation doit rester entre certaines limites; HECKMANN et MEHNER (43) ont fixé ces limites à 5 % et 14 %.

En dessous de 5 % ils observent une diminution du gain moyen quotidien et l'apparition de trouble diarrhéique, au dessus de 14 % ils ont trouvé une petite diminution de l'efficacité alimentaire. LEBAS (1875) (73) augmente la limite supérieure montrant (tableau n° 20) que la différence de croissance entre des animaux recevant des régimes de 26 % de cellulose ou 10 % de cellulose, n'était pas significative.

On peut donc conclure avec HECKMANN, MEHNER (43) et LEBAS que la croissance pondérale des lapins n'est pas modifiée par des rations variant entre 5 et 20 % de cellulose brute.

LEBAS et LAPLACE (74) ont montré l'effet de la source de cellulose au niveau de la croissance des lapins. Ils ont étudié le gain de poids de 24 lapins avec des régimes isocellulosiques et isoprotéiques ne faisant varier que la source de cellulose; pour ce faire ils ont comparé la paille, la sciure de bois, la cellulose de bois purifiée.Il semblerait que la paille ait donné un meilleur résultat (GMQ 35,7 contre 29,7 à la cellulose de bois) mais devant la variation obtenue dans les différents lots les différences de résultats obtenus ne sont pas significatives. Néanmoins il serait intéressant

de préciser cette notion.

CHEEKE et PATTON 1978 (21) ont étudié la meilleure croissance obtenue par des lots de lapins nourris avec, comme source de cellulose, de la luzerne. Ils ont conclu qu'une ration avec 8 % de cellulose (obtenue à partir de 20 % de luzerne) donnait les meilleurs résultats.

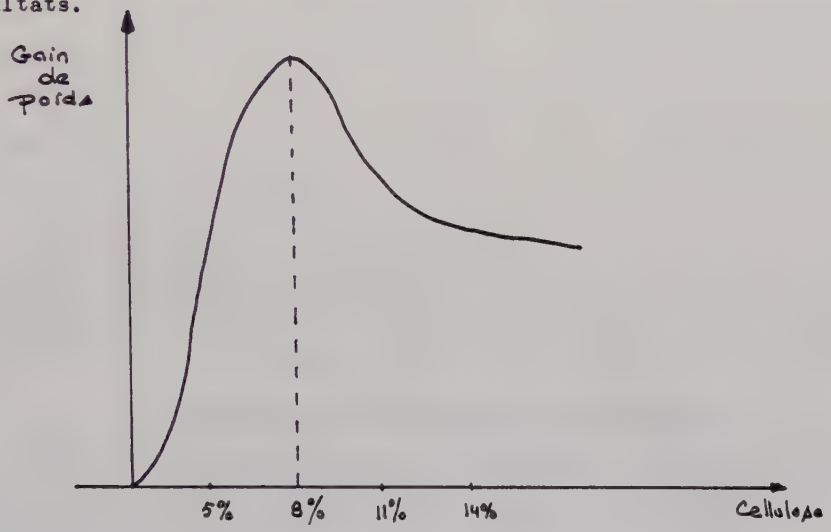

Fig n°10 : Effet du taux de cellulose de luzerne sur la croissance pondérale. Selon CHEEKE et PATTON (21)

2) INFLUENCE SUR L'INDICE DE CONSOMMATION

Si la croissance et le gain de poids ne sont pas statistiquement modifiés par la teneur en cellulose, l'indice de consommation subit lui une influence hautement significative comme le montre le tableau n° 20 de LEBAS (73) .

Un haut taux de cellulose dans la ration entraîne un indice de

consommation élevé.

	A	B	C	Signification statistique
Taux de cellulose %	26,6	18,6	10,6	
Gain de poids %	40,5	45,8	44,5	Non significatif
Indice de Consommation	4,37	3,71	3,23	Hautement significatif

Tableau n° 20 : Performance de croissance et Indice de consommation entre 6 et 12 semaines pour des lapins nourris avec des taux de cellulose variable. D'après LEBAS (1975) (73)

3) INFLUENCE SUR LE RENDEMENT A L'ABATTAGE :

Les glucides membranaires, nous l'avons vu, ont un rôle sur le développement anatomique du tube digestif, ceci se traduit par une baisse du rendement quand le taux de cellulose brute augmente, (tableau n° 21).

	Aliment très Cellulosique (1)	Aliment Cellulosique (2)	Aliment peu Cellulosique (3)
Poids vif abattage g	2192	2200	2207
Rendement abattage %	56,7	61,5	63,7

(1) Luzerne déshydrétée seule
(2) Luzerne déshydratée + Avoine
(3) Aliment témoin à 12 % Cellulose

Tableau n° 21 : Incidence de la teneur en cellulose sur le rendement à l'abattage chez le lapin. D'après LEBAS 1969 (67)

Ceci est confirmé par les travaux de COLIN (23). Le passage d'un aliment de 10 à 17 % de cellulose brute entraîne une baisse de rendement de 1,4 % $\pm$ 0,2.

4) INFLUENCE DU TAUX DE CELLULOSE SUR LA REPRODUCTION

Au cours des années 1972-1973 MARTINA et COLL (88) ont testé 7 variantes de recettes de fourrages combinés granulés, ayant de différents niveaux de cellulose. Cette variation du taux de cellulose est effectuée par l'incorporation de farine de luzerne en proportion de 10 à 30 %.

Chez les lapines en gestation, les meilleurs résultats ont été obtenus avec un fourrage combiné granulé ayant une teneur de 20 %

de farine de luzerne soit 10,09 % de cellulose; il semblerait que ce fait ait amélioré sensiblement des indices de reproduction :

Fécondité : 87 %

Prolificité : 6 lapereaux par tête de lapine

MARTINA et COLL ont noté corrélativement une baisse sensible des affectations ophtalmiques chez les adultes.

Pendant la période de lactation, l'administration d'un taux de farine de luzerne de 15 % soit 8,05 % de cellulose a influencé de manière positive le nombre de lapereaux sevrés.

Le taux de cellulose paraît donc être à prendre en considération entre les deux stades physiologiques différents que sont la gestation et la lactation.

INFLUENCE DE LA CELLULOSE AU NIVEAU DE LA PATHOLOGIE DIGESTIVE

1) OBSERVATIONS CLINIQUES

BARATOU et coll (4) ont observé après une enquête épidémiologique sur les diarrhées du lapin, la corrélation entre ces troubles et le bas taux de cellulose; de même VOROS (131) remarque que le bas taux de fibre dans les aliments contribue dans tous les cas à l'augmentation de la mortalité des lapins par diarrhée.

L'étude de la flore bactérienne du tube digestif des lapins atteints d'entérite mucoïde spontanée ou expérimentale montre que bien qu'il y ait un accroissement notable des coliformes et des clostridies. ces organes ne jouent qu'un rôle secondaire dans le trouble pathologique (114).

1.1 Comparaison de deux régimes "cellulose" et "sans lests"

Ces observations ont amené COLIN et ses collaborateurs (22) à comparer sur le plan de la pathologie digestive les effets de deux régimes, l'un appelé "cellulose" l'autre appelé "sans lest" à base de manioc. (voir régime D et E de ROSSILET tableau n° 15)

Le résultat de leurs observations montre que des lapins recevant l'aliment sans lest sont tous atteints de perturbations digestives. Celles-ci se caractérisent à la fois par des diarrhées plus ou moins prononcées, par la présence de mucus dans l'intestin grêle et par l'existence de lésions microscopiques de l'épithélium intestinal. Les lapins ingérant l'aliment contenant 10 % de cellulose additionnelle

présentent une excrétion pratiquement normale et ne sont atteints d'aucune lésion du tube digestif. Ces faits confirment que la distribution, à des lapins, d'un aliment à faible taux de cellulose risque d'être suivi d'accidents digestifs graves. En outre l'impossibilité de mettre en évidence des germes pathogènes dans le tube digestif des animaux recevant l'aliment "sans lest" semble bien confirmer que les troubles digestifs du lapin sont dans ce cas d'origine métabolique plutôt qu'infectieux.

1.2 Mise en cause du rapport $\frac{\text{protéine}}{\text{cellulose}}$ dans l'étiologie des diarrhées

RENAULT et COLL (107) étudiant les troubles digestifs des lapereaux en début d'engraissement montrent que, par ordre décroissant les causes de diarrhées sont :

1 - Coccidiose intestinale

2 - Dysfonctionnement hépato-rénal

3 - Affections microbiennes intercurrentes

4 - Diarrhées colibacillaires

Les affections intercurrentes et les diarrhées colibacillaires ne seraient que les conséquences et les complications des deux premières (107). Dans les diarrhées observées dans 13 élevages examinés 92,3 % des lapereaux malades présentaient un dysfonctionnement hépato-rénal. Au niveau sanguin on notait des teneurs élévées en bilirubine, en cholestérol, en transaminases et des teneurs faibles en protéines. En dehors du rôle néfaste joué par des facteurs

parasitaires (coccidies) ou infectieux, RENAULT et COLL ont pu vérifier par l'analyse des aliments, l'intervention de l'équilibre $\frac{\text{protéines}}{\text{cellulose}}$ sur ce dysfonctionnement hépato-rénal.

1.3 Mise en cause de la composition chimique et/ou de la structure physique de la cellulose

Lors de la comparaison d'aliment isocellulosique incorporant paille, sciure de bois et cellulose purifiée LEBAS et LAPLACE (74), 19 lapins ont du être éliminés dont 6 pour état diarrhéique caractérisé tous avec l'aliment cellulose purifiée.

. COLIN mentionne avoir observé des diarrhées avec 50 % de mortalité chez des lapins ingérant 80 % de pulpe de betteraves et 20 % de levure. L'arrêt des diarrhées est obtenu en rebroyant le même aliment avec de la paille (112).

Outre le taux de cellulose, la nature de celle-ci entre en relation avec les diarrhées. Une cellulose trop digestible (pulpe de betteraves) ou trop fine ne semble pas éviter les accidents digestifs.

2) LESIONS - PATHOGENIE

La diarrhée du lapin n'est guère comparable à celle de l'enfant ou du veau (86); en effet l'émission de fécès est chez le lapin quantitativement réduite et leur hydratation n'est que très modérément accrue. Bien que cette teneur en eau des fécès ne soit que faiblement augmentée, le pourcentage d'eau passe d'environ 80 % à 90 % dans les contenus d'estomac, de cœcum, et de colon proximal.

Le pH du contenu cœcal tend significativement vers la neutralité. L'agression au niveau de l'intestin se traduit par une hyperproduction de mucus. On a longtemps individualisé ce phénomène entérite mucoïde comme une maladie spécifique. Pour PRESCOTT (102) en fait l'entérite mucoïde n'est qu'une lésion exprimant une stase intestinale. Sur le plan comportemental, il apparaît une réduction des deux tiers de l'ingestion de matière sèche mais de un tiers seulement de la quantité d'eau bue quotidiennement.

Le ralentissement du transit digestif est la constante anomalie fonctionnelle préludant à la diarrhée chez le lapin, qu'elle soit d'origine alimentaire ou d'origine mal définie (63) (114).

SINROVICS (114) étudiant l'entérite mucoïde spontanée ainsi que quelques cas expérimentaux, affirme après examens chimiques et bactériologiques, que l'accumulation de mucus dans le colon est la conséquence d'une constipation. La diarrhée du lapin est donc une diarrhée par hypomobilité.

L'allongement du temps de rétention des aliments dans le tube digestif apparaît comme le préliminaire probable de la diarrhée dont la révélation inconstante répondrait à la susceptibilité variable des animaux, (77), et des conditions d'ambiance. COLIN (226) signale en effet avoir maintenu, en laboratoire et en station expérimentale (cages individuelles, conditions d'ambiance rigoureusement contrôlées,....), des lapins sur des régimes à moins de 3 % de cellulose

sans provoquer de mortalité.

En outre sur 40 lapins ayant consommé des aliments moutures fines totale ou partielle, LAPLACE et LEBAS ont observé 20 lapins présentant diarrhée et perte de poids et 20 lapins sans trouble apparent. Ceci montre d'ailleurs l'importance de la finesse du broyage des constituants d'un granulé. Si celui-ci est trop fin pour un aliment de composition convenable, on s'expose à des risques d'accidents digestifs.

3) CONCLUSION

On peut donc penser qu'un aliment pauvre en élement cellulosique où dont la digestibilité de ses aliments fibreux est presque totale provoque un lestage insuffisant des intestins empêchant le fonctionnement du mécanisme péristaltique entraînant une hypomobilité. Au cours de ce transit fort long, les matériaux ingérés affluent au cœcum et sont responsables, si l'aliment est riche en protéine, d'une prolifération de la flore cœcale entraînant une rupture de l'équilibre entre la flore cœcale et l'animal, si l'aliment est peu riche en protéine le transit fort long provoque des fermentations exagérées et la formation de produits toxiques à action irritante sur l'intestin.

APPLICATIONS PRATIQUES A L'ALIMENTATION DU LAPIN

Nous avons vu la nécessité d'utiliser des aliments cellulosiques pour l'alimentation du lapin, nous avons vu l'influence importante du taux et de la nature de la cellulose sur la physiologie, l'anatomie et les performances des lapins.

Après avoir étudié les différents aliments principalement utilisés en alimentation cunicole, nous verrons les principales recommandations préconisées quant à l'importance de l'incorporation de cellulose brute.

PRINCIPAUX CONSTITUANTS DES RATIONS POUR LAPINS

Nous avons vu la nécessité d'utiliser des aliments cellulosiques pour les lapins, mais l'utilisation de ces produits pose de nombreux problèmes au niveau de la fabrication industrielle des aliments. Ces problèmes se trouvent au niveau :

- qualitatifs (quantités variable des matières premières)
- technologique (stockage, manutention, broyage, granulation tenue du granulé)
- de la disponibilité et du prix des matières premières

Les plus couramment employés sont la luzerne, les céréales, les pulpes de betteraves déshydratées, le marc de pomme ou de raisin. De plus en plus les pailles broyées et les pailles traitées par la soude sont incorporées dans les rations pour ruminants; nous nous arrêterons sur leur éventuelle utilisation en alimentation cunicole.

1) LES ALIMENTS CLASSIQUES

La luzerne déshydratée ou séchée (foin) se trouve dans la quasi totalité des formules. Ce produit est en effet riche en cellulose (20 à 30 %) et en protéines (14 à 18 %). Des luzernes de qualités contrôlées peuvent être incorporées à des taux relativement élevés (40 à 50 %) sans dégrader les performances. Le problème d'utilisation de la luzerne se situe au niveau de sa composition très changeante dans le temps et suivant les coupes, une analyse de chaque coupe de luzerne doit être pratiquée afin d'en connaître le taux

de protéine et cellulose (tableau n° 22)

Les céréales interviennent essentiellement comme fournisseurs d'énergie. Cependant l'apport protéique est non négligeable. Elles apportent aussi une forme intéressante de cellulose peu digestible. Leur inconvénient majeur est la mauvaise tenue qu'elles donnent aux aliments granulés ce qui augmente le gaspillage. Le maïs ne doit être employé que lorsqu'il est exempt de toxine et de moisissures.

Les pulpes de betteraves déshydratées fournissent une quantité importante de cellulose, mais de cellulose digestible; il faut se méfier du taux de cellulose brute obtenu avec un tel aliment. (108) tableau n° 22.

Le son, bonne source de cellulose, est encombrant et pas toujours disponible sur le marché, son cours est fluctuant. (tableau n° 22)

Les aliments tels que luzerne déshydratée, son, céréales sont des produits riches en protéine et leur prix est influencé par la spéculation du tourteau de soja.

Ceci a amené l'ITAVI et l'ITCF à rechercher la possibilité d'employer d'autres sources de cellulose et notamment la paille et la paille traitée à la soude. Cette matière première offre l'intérêt d'être abondante et de prix abordable.

Envisageons donc l'incorporation de paille et de paille sodée dans l'alimentation du lapin.

Tableau n° 22

COMPOSITION DES PRINCIPALES SOURCES DE CELLULOSE ET SOUS-PRODUITS DIVERS UTILISES DANS LES ALIMENTS "LAPINS"

TENEURS ANALYTIQUES	FOIN DE PRE		LUSERNE DESHYDRATE		PULPE DE BETTERAVES		SON FIN DE BLE		MELASSE DE BETTERAVES	
	Valeur **	CUD **	Valeur *	CUD **	Valeur *	CUD **	Valeur *	CUD **	Valeur *	CUD (2)
Matière sèche	90,0	-	90,0	-	88,0	-	88,0	-	77,0	-
Matières azotées totales	10,5	55,0	17,0	70,0	9,0	66,0	15,0	75,6	10,0	66,0
Matières grasses	2,5	51,0	2,5	50,0	2,0	87,0	4,5	72,1	-	-
Cellulose brute	27,0	22,0	25,0	28,0	20,0	42,0	10,0	28,4	-	-
Matières minérales	7,0	-	9,0	-	4,0	-	5,5	-	10,0	-
Extractif non azoté	43,0	53,0	36,5	68,0	53,0	95,0	53,0	65,3	57,0	95,0

* d'après tables AEC (1972)

** d'après LEBAS (1975)

(1) d'après tables de Gerna (1972)

(2) Estimés identiques à ceux de la pulpe de betteraves

2) ESSAI D'INCORPORATION DE LA PAILLE DANS L'ALIMENT DU LAPIN

2.1 Essai d'incorporation de la paille broyée

FRANCK et COULMIN (34) ont incorporé progressivement de la paille broyée, la taille des particules variant entre 1 et 2 mm, en substitution de la luzerne déshydratée et ceci sur 3 régimes 1,2,3.

La compensation de la ration est effectuée par l'incorporation de blé, de tourteau, de soja et une modification du CMV.

Le taux de luzerne passe de 62 % à 22 % tandis que la paille broyée passe de 0 à 20 %.

Les résultats n'ont pas donné de différence significative entre les régimes 1,2,3. Les performances (GMQ, rendement, poids,...) sont relativement identiques. Néanmoins FRANCK et COLL restent réservés quant à l'utilisation de la paille, attendant confirmation de la non-incidence du remplacement de la luzerne par la paille, sur l'indice de consommation.

Cette expérience nécessite confirmation car elle présente du point de vue économique des avantages très intéressants. En effet si la paille n'est pas facilement intégrable dans les aliments lapins, du fait de sa texture, elle offre l'intérêt d'être abondante et peu chère.

2.2 Essai d'incorporation de la paille sodée dans l'aliment lapin

Le traitement par la soude des pailles a pour objet une délignification partielle ayant pour résultat une amélioration de la

digestibilité et de la valeur nutritive de cet aliment chez les ruminants.

LEBAS et COLL ont comparé l'emploi de la paille sodée et de la paille broyée chez le lapin (78). Ils en ont conclu :

- L'absence d'effet nocif du traitement des pailles par la soude sur les performances et la santé des animaux en engraissement.

  Ce résultat ne doit pas être étendu aux reproducteurs car le test n'a été réalisé que pendant une courte période (7 semaines).

- Sans pouvoir l'affirmer de façon définitive, il semblerait néanmoins que la paille sodée soit mieux assimilée et conduise à de meilleurs résultats que la paille broyée. Mais cette hypothèse nécessite confirmation.

Ces résultats permettent de concevoir l'incorporation de paille sodée dans les aliments lapins pour engraissement, soit en cas de pénurie de luzerne (été 1976) soit même systématiquement vu l'extrême commodité d'incorporer des pailles traitées par la soude dans les granulés lapins.

RECOMMANDATIONS QUANT AUX TAUX DE CELLULOSE A INCORPORER

Après cette étude analytique des différentes incidences de la cellulose sur la physiologie digestive, l'anatomie, les performances zootechniques et la pathologie digestive, nous devons préciser quel taux de cellulose doit-on incorporer dans la ration?

Nous avons vu qu'un taux de cellulose brute trop élevé semble provoquer :

- des retards de croissance des animaux (si le taux est supérieur à 20 %
- une diminution du rendement à l'abattage
- une augmentation de la consommation alimentaire de matière sèche
- une augmentation de l'indice de consommation
- une diminution du CUD de la matière sèche, de la matière organique, de l'énergie.

Par contre nous savons qu'un taux insuffisant de cellulose brute provoque :

- une diminution du comportement de cœcotrophie avec excrétion de cœcotrophes non réingérées
- un ralentissement du transit avec constipation puis diarrhée augmentant la mortalité
- un accroissement de la mallophagie

Il est donc important de fixer des normes précises quant au taux de cellulose brute de la ration.

Nous avons vu aussi qu'un apport isocellulosique de luzerne déshydratée et de pulpe de betteraves déshydratée ne donnent pas les mêmes résultats. Il faut tenir compte de la digestibilité de la

cellulose brute.

Nous savons que suivant le stade physiologique de l'animal l'utilisation de la cellulose est différente. Dans les normes que nous allons exposer, nous devons donc tenir compte des différents stades physiologiques (lactation, gestation, entretien, croissance...)

Le tableau n° 23 résume la bibliographie relative à ce chapitre. On ne note pas de grande différence suivant les auteurs. Néanmoins on voit apparaître dans les normes de LEBAS, une notion qu'aucun autre auteur n'avait précisé, il s'agit de la notion de cellulose non digestible.

PEUT-ON INCORPORER L'ALIMENT DE LEST AUTREMENT QUE DANS LE GRANULE ?

LEBAS (1971) (108) effectua la comparaison entre 3 lots de lapins. Les premiers nourris avec un aliment témoin à 11,2 % de cellulose et deux autres régimes avec 5 % de cellulose; dans un de ces deux derniers lots les lapins avaient à leur disposition de la paille à volonté, afin de pouvoir ajuster leur consommation. Les résultats ont été les suivants : tableau n° 24

TABLEAU N° 23

TAUX DE CELLULOSE BRUTE A INCORPORER DANS LA RATION DES LAPINS SUIVANT LEUR STADE PHYSIOLOGIQUE

	CROISSANCE			GESTATION	LACTATION	MALE REPRODUCTEUR	ENTRETIEN
	3à7 sem	8à12 sem	10à14 sem				
NIEHAUS (1968)(99)	6à9	8à10	10à14	14	10	12 à 16	14 à 20
MORANO-FEHR (93) (1970)	12 à 17				10 à 13		10 à 25
HECKMANN-MEHNER (44) (1970)	8 à 10 %						
COLIN et COLL (22) (1976)	JAMAIS 12 %			et	JAMAIS 14 %		
MARTINA et COLL (88)	60 j 6,01		8,41	10,09	8,05		
LEBAS (1979) (83)							
a	14			14 c	12 d		15 à 16
b	12			10 c	12 d		13

a : cellulose brute
b : cellulose indigestible
c : lapine gestante mais non allaitante (gestation seule)
d : lapine allaitante + lapereau sous la mère (2 à 4 semaines)

	Régime témoin	Régime pauvre en cellulose	
Teneur en cellulose %	11,2	5,5	5,5 + paille à volonté
Consommation aliment g/j	92,5	50,9	61,5
Gain de poids journalier g/j	29,5	14,8	22,0

Tableau n° 24
COMPARAISON DES PERFORMANCES DE LAPIN A L'ENGRAIS AYANT A LEUR DISPOSITION DES ALIMENTS A TENEUR VARIABLE EN CELLULOSE. (LEBAS 1971)

Nous pouvons conclure en disant que l'aliment de lest doit toujours être intégré à l'aliment granulé.

CONCLUSION

La cellulose est un élément très important de l'alimentation du lapin; Rappelons brièvement ses principales implications.

Son influence au niveau, alimentaire, au niveau des performances zootechniques est importante. Par son taux et par sa nature la cellulose influe sur la consommation alimentaire (matière sèche, matière organique, cellulose) ainsi une élévation du taux de cellulose entraîne une augmentation de la consommation alimentaire.

La cellulose déprime l'utilisation digestive de tous les nutriments. La restriction sévère en cellulose empêche la pratique de la caecotrophie. L'augmentation trop importante des taux de cellulose est responsable de l'augmentation de l'indice de consommation de la ration, de la diminution des rendements à l'abattage. Par contre, il est nécessaire de maintenir un certain taux en dessous duquel apparaissent des troubles digestifs.

Ces principales observations sont en relation avec les rôles de la cellulose chez le lapin. La cellulose est responsable de par ses fermentations de la fourniture de 10 % de l'énergie métabolisable totale du lapin.

Elle agit aussi sur le transit et l'évacuation fécale par son rôle de lest mais aussi par des propriétés propres que sont, pouvoir d'hydratation et résine échangeuse de cations.

Son dégré de fermentescibilité influence aussi la motricité digestive et par là, la cœcotrophie et la consommation alimentaire.

Les méthodes de dosage de la cellulose posent un problème important en alimentation cunicole car elles ne donnent que des valeurs biochimiques et non des valeurs nutritionnelles; de plus elles ne sont pas fiables pour les unes ou difficilement reproductibles à grande échelle pour les autres.

Les progrès en matière de cellulose alimentaire chez le lapin passeront par la découverte d'une méthode de dosage fiable, simple, reproductible à grande échelle et tenant compte des différences de digestibilité qui exitent entre chaque élément composant les membranes végétales.

Vu : Le Professeur de l'Ecole Vétérinaire
rapporteur

Professeur GRIESS

Vu : Le Directeur de l'Ecole
Vétérinaire

Professeur R. LAUTIE

Vu : Le Président de la Thèse

Professeur ROUX

VU ET PERMIS D'IMPRIMER
Toulouse, le 2 FEV. 1981
P/ LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE
PAUL SABATIER, et par délégation
LE VICE-PRESIDENT,

Professeur L. LARENG

1 ABBGAROWICZ (F.). - Effect of ballast in the feeding of rabbits; contribution to the calculation of the rate of ballast in the nutrition of farm animals. Juris Verlag, ZURICH, 1948.

2 ARRINGTON (L.), CHEEKE (PR.) et LEBAS (F.). - Nutrient requirement of rabbits. National Academy of Sciences. NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1977, WASHINGTON.

3 BACKER (S.) et ENTICKNAP (P.). - Phagocytosis in the appendix of the rabbit. Nature, LONDON, 1953, 151, 232.

4 BARATOU (J.), MACAR (C.), RENAULT (L.), RIVE (M.) et TOUCAS (P.). - Les maladies du lapin. Document ITAVI, 1974, PARIS.

5 BEAUVILLE (H.), RAYNAUD (P.) et VERNAY (M.). - Concentration des AGV plasmatiques chez le lapin. Ann. Rech. Veter. , 1974, 5, 407-411.

6 BEHLAMLIH (S.). - Intervention des produits de la fermentation microbienne dans le cœcum du lapin. Thèse Med. Vet. , Lyon, 1975.

7 BESEDINA (G.C.). - Effect of fibre on digestibility of nutrients by rabbits. Nut. Abst. Rev., 1970, 40, 2, 3768.

8 BESEDINA (G.C.) et PERELDICK (N.). - Proportion of fibre in the diet and digestibility of feeds. Nut. Abst. Rev., 1970, 41, 2, 6417.

9 BEZILLE (P.). GALLOUIN (F.) et LEBAS (H.). - Réalisation d'un anus artificiel, mise en évidence du déterminisme et étude du rythme nycthéméral de la cœcotrophie. Ann. Biol. Anim. Bioch. Bioph., 1973, 13, 710,711.

10 BONNAFOUS (R.) et RAYNAUD (P.). - Recherche sur le rythme nycthéméral de l'excrétion de l'azote fécal chez le lapin domestique; influence des glandes surrénales. Comp. Biochem. Physiol., 1963, 8, 321-326.

11 BONNAFOUS (R.) et RAYNAUD (P.). - Recherche sur le rôle du côlon dans la dualité de l'excrétion fécale du lapin. Arch. Sci. Physiol., 1967,21, 261-260.

12 BONNAFOUS (R.) et RAYNAUD (P.). - Mise en oeuvre d'une activité lysante du côlon proximal sur les microrganismes du lapin. Arch. Sci. Phys., 1968, 22, 1, 56-64.

13 BONNAFOUS (R.). - Quelques aspects de la physiologie colique en relation avec la dualité de l'excrétion fécale chez le lapin. Th. Doct. Sci., TOULOUSE, 1973.

14 BONNAFOUS (R.) et RAYNAUD (P.). - Etude sur la concentration des AGV du matériel et des corps cétoniques plasmatiques au niveau des veines du gros intestin chez le lapin domestique. JOURNEE DE LA RECHERCHE CUNICOLE, 2, 1978, TOULOUSE, Communication 5.

15 BRAUENLICH (A.) et CHEVILLIER (P.). - Alimentation du lapin. Documentation ROCHE, 25, 2, PARIS : HOFFMANN LAROCHE, 1966.

16 CABOT (X.). - Elevages et dominantes pathologiques du lapin de chair. Th. Med. Vet., TOULOUSE, 1978.

17 CANAS (C.), RODRIGUEZ (J.) et SMITH (HW.). - The identification of the antimicrobial factors of the stomach content of succkling rabbits. Biochem. J., 1966, 100, 79-82.

18 CANDAU (M.), BERTRANT (B.) et FIARRAMONTI (J.). - Variation de la digestibilité des constituants de la ration chez le lapin. C.R. Soc. Biol., 1978, 172, 554-559.

19 CANDAU (M.), DELPONT (G.) et FIARRAMONTI (J.). - Influence de la nature des glucides membranaires sur le développement anatomo-fonctionnel du tractus digestif. JOURNEE DE LA RECHERCHE CUNICOLE, 2, 1978, TOULOUSE.

20 CHARLEY-LERY (G.), FRANCOIS (A.) et LEROY (AM.). - L'analyse des aliments et l'interprétation des résultats qu'elle fournit. Annls. Zoot., 1952, 1, 45-63.

21 CHEEKE (PR.) et PATTON (NM.). - Effect of alfalfa and dietary fiber on the growth performance of weaning rabbits. Lab. Anim. Sci., 1978, 28, 2.

22 COLIN (M.), MAIRE (CL.), VAYSSAIRE (J.) et RENAULT (.L). - Etude expérimentale du remplacement dans les aliments pour le lapin de la cellulose par des lests minéraux. Rec. Med. Vet 1976, 152, 457, - 465.

22 bis COLIN (M.) et RENAULT (L.). - Physiopathologie digestive du lapin. Point. Vet., 1980, 10, 50, 51-58.

23 COLIN (M.) et ALLAIN (D.). - Etude du besoin en lysine du lapin en croissance en relation avec la concentration énergétique de l'aliment. Annls. Zoot., 1978, 27, 17-31.

24 COOLS (A.) et JEUNIAUX (C.). - Fermentation de la cellulose et absorption d'AGV au niveau du cœcum du lapin. Arch. Int. Physiol. et Bioch., 1961, 69, 1.

25 DAVIDSON (J.) et SPREADBURY (D.). - Nutrition of the New Zealand white rabbit. Proc. Nutr. Soc., 1975, 34, 75-83.

26 DEMAUX (G.), GUERNON (L.) et LEBARS (H.). - Influence de l'acide lactique sur la motricité cœcale du lapin. J. Physiol. 1973, 67, 265.

27 DROUET (F.). - Nutrition et alimentation du lapin. Th. Med. Vet., 1975, ALFORT.

28 EASTWOOD (MA.). - Vegetable fibre its physical properties. Proc. Nutr. Soc., 1973, 32, 17.

29 ERSCHOFF (B.). - Nutritionnal effects of dietary fiber. Journ. Appl. Nutr., 1974, 26, 22-26.

30 FAURE (JM.), BENSCH (C.), VINCENT (JD.) et DUFY (B.). - Sur la cœcotrophie du lapin. JOURNEE D'ETUDE SUR LE LAPIN, 1969, ALFORT.

31 FIORAMONTI (J.), BUENO (L.) et CANDAU (M.). - Motricité digestive et glucides membranaires chez le lapin. JOURNEE DE LA RECHERCHE CUNICOLE, 2, 1978, TOULOUSE. Communication 2.

32 FIORAMONTI (J.) et RUCKEBUSCH (Y.). - Motricité cœcale chez le lapin. Variations d'origine alimentaire. Ann. Rech. Vet., 1974, 5, 201-212.

33 FONTY (G.), GOUET (PH.) et RIOU (Y.). - Influence de la composition du lait sur la microflore digestive des laperaux allaités artificiellement. Ann. Biol. Anim. Bioch. Bioph., 1979, 19, 567-571.

34 FRANCK (Y.) et COULMIN (JP.). - Utilisation de la paille de blé broyée comme source de cellulose dans les aliments lapin pour engraissement. Comparaison de deux taux de cellulose. JOURNEE DE LA RECHERCHE CUNICOLE, 2, 1978, TOULOUSE.

35 FRANCOIS (A.). - Erreur commise dans le calcul de la valeur fourragère d'un aliment composé en fonction des erreurs de l'analyse chimique. Annls. Agro., 1949, 19, 452-465.

36 FREXINOS (J.), BURGAT (R.), LEBONNIEC (MH.) ESTEVE (A.), COMMENGE (N.), COUSIN (M.), EMERIC (C.) et ZARRAGOSSA (G.). - Intérêt des fibres en pathologie digestive. Rev. Med., TOULOUSE, 1978, 559-572.

37 FURRER (OJ.). - Uber die stoffliche und energetische Wirkung einiger Kohfaserkomponenten beim Kaninchen. Thèse université, 1966, ZURICH.

38 GOUET (PH.) et FONTY (G.). - Evolution de la microflore digestive du lapin holoxénique de la naissance au sevrage. Annls. Biol. Anim. Bioch. Bioph., 1973, 13, 733-735.

39 HALL (ER.). - Investigation on the microbiology of cellulose utilisation in domestic rabbits. J. Gen Microbio., (USA), 1952, 7, 350-357.

40 HALLIWELL (G.). - Enzymic decomposition of cellulose. Nut. Abst. Rev., 1959, 29, 3, 747-759.

41 HAMILTON (R.) et CARROLL (K.). - Plasma cholesterol levels in rabbits fed low fat, low cholesterol diets. Effect of dietary proteins carbonhydrates and fibre from different sources. Atherosclerosis, 1976, 24, 1, 2, 47-62.

42 HERDER (W.). - On the morphology and physiology of the cœcum rodents. Zool. Anz. Supp., 1949, 14, 95-109.

43 HECKMANN (FW.) et MEUHMER (A.). - Protein and crude fiber contents of mixed feeds for fattening young rabbits. Nut. Abst. Rev., 1971, 41, 1.

44 HERMANN (M.). - Précis de physiologie. PARIS : MALOINE.

45 HERNDON (C.) et HOOVE (A.). - Surgical removal of the cœcum and its effects on digestion and growth in rabbits. J. Nutr., 1958, 57, 261.

46 HODGSON (J.). - Effect of lactulose on rabbits fed on a low residue diet. Ann. J. Gastoenterol., 1975, 64, 115-121.

47 HOOVER (W.) et HEITMANN(R.). - Effect of dietary fiber levels on weight gain, cœcal volume, and volatile fatty acid production in rabbits. J. Nutr., 1972, 102, 375-380.

48 HORNICKE (H.) et BATCH (F.). - Cœcotrophy in rabbits. A circadian function. J. Mammology., 1977, 58, 240-242.

49 HORNICKE (H.) et MACKIEWICZ (A.). - Production d'amylase, décomposition de l'amidon et formation d'acide lactique par les cœcotrophes. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, 1976, DIJON, Communication 56.

50 HUGHTROWELL (H.). - Food and dietary fiber. Nut. Rev., 1977, 35, 3, 6-11.

51 JACQUOT (.), LEBARS (.) et SIMMONET (.). - Nouvelle encyclopédie agricole. Nutrition animale. Besoins nutritifs et couverture. PARIS : BAILLIERE et FILS, 1964. - 3 vol.

52 JARRIGE (R.). - Analyse des constituants glucidiques des plantes fourragères; Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1961, 1, 2, 163.

53 JARRIGE (R.). - Analyse des constituants glucidiques des plantes fourragères; lignocellulose; composition, dosage et comparaison avec la cellulose brute.
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1961, 1, 4, 421.

54 JARRIGE (R.). - Constituants des membranes des plantes fourragères. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1963, 3, 2, 143.

55 JARRIGE (R.). - Méthodes de prévision de la valeur alimentaire des fourrages. Fourages, 1970, 42, 89-108.

56 JARRIGE (R.). - Alimentation des ruminants. Versailles : INRA, 1978.

57 JOLIVET (E.), LAPLACE (JP.) et LEBAS (F.). - Transit digestif chez le lapin. Ann. Zootech., 1975, 24, 475-488.

58 KAY (R.) et STRASBERG (S.). - Clinical and investigative medecine. Origin chemistry, physiological effects and clinical importance of dietary fiber. PERGAMON press, 1978, 1, 1, 9-24.

59 KEYS (J.), YOUNG (EP.) et VANSOEST (PJ.). - Digestibility of hemicellulose and cellulose in ruminants and non ruminants. J. Ani. Sci., 1967, 26, 4, 876.

60 LAGRECCA DE MAROTTA (M.). - La cellulose dans l'alimentation du porc. Maitrise es sciences vétérinaires. 1970, TOULOUSE.

61 LAPLACE (JP.). - Transit digestif chez les monogastriques; phénomènes moteurs et mouvements des digestas. Ann. Zoot., 1975, 24, 4, 489-552.

62 LAPLACE (JP.), LEBAS (F.) et ROPIERREZ (J.). - Transit digestif chez le lapin. Ann. Zoot., 1975, 24, 1, 59-68.

63 LAPLACE (JP.). - Transit digestif chez les monogastriques; Comportement (prise de nourriture, cœcotrophie) motricité, transit digestif et pathogénie des diarrhées chez le lapin. Ann. Zoot., 1978, 27, 225-265.

64 LEBARS (H., GUEMON (L.) et DEMAUX (G.). - Production d'AGV dans le cœcum du lapin. Ann. Biol. Anim. Biol. Biophys., 1971, 11, 2.

65 LEBARS (H.). - Participation des phénomènes microbiens à la digestion et à la régulation du comportement alimentaire chez le lapin. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, 1976, DIJON, Communication 55.

66 LEBAS (F.). - Alimentation et la vie. 1969, 57, 245-268.

67 LEBAS (F.). - Le lapin de chair : ses besoins nutritionnels et son alimentation pratique. Supplément aux nouvelles de l'aviculture, 1971, 153.

68 LEBAS (F.). - Variations des coefficients d'utilisation digestive en fonction de l'âge de la race et du sexe. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1973, 13, 167.

69 LEBAS (F.), LAPLACE (JP.) et ROPIERREZ (J.). - Transit digestif chez le lapin. Ann. Zoot., 1974, 23, 4, 555-576.

70 LEBAS (F.) et LAPLACE (JP.). - Note sur l'excrétion fécale chez le lapin. Ann. Zoot., 1974, 23, 4, 587-581.

71 LEBAS (F.) et LAPLACE (JP.). - Le transit digestif chez le lapin. Evolution de l'excrétion fécale en fonction de l'heure de distribution de l'aliment et du niveau de rationnement. Ann. Zoot., 1975, 24, 2, 255-265.

72 LEBAS (F.). - Qualité des peaux de lapin : problèmes des peaux sans poils. Cuniculture, 1975, 4.

73 LEBAS (F.). - Influence de la teneur en énergie de l'aliment sur les performances de croissance des lapins. Ann. Zoot., 1975, 24, 2, 281-288.

74 LEBAS (F.) et LAPLACE (JP.). - Le transit digestif chez le lapin. Influence de la source de cellulose. Ann. Zoot., 1977, 26, 4, 575-584.

75 LEBAS (F.). - Les cœcotrophes du lapin. Cuniculture, 1977, 4, 174-175.

76 LEBAS (F.) et LAPLACE (JP.). - Growth and digestive transit in the rabbit. Variations determined by physical form, composition and crude fiber content of the feed. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1977, 17, 535-538.

77 LEBAS (F.) et LAPLACE (JP.). - Le transit digestif chez le lapin; Influence de la finesse du broyage des constituants d'un aliments granulé. Ann. Zoot., 1977, 26, 413-420.

78 LEBAS (F.), COLIN (M.), MERCIER (P.) et TREMOLIERES (E.). - Utilisation de la paille traitée par la soude dans l'alimentation du lapin. JOURNEE DE LA RECHERCHE CUNICOLE. TOULOUSE : 1978, Communication 11.

79 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Rappels anatomiques, transit digestif. Cuniculture, 1978, 5, 6, 67-69.

80 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Alimentation et nutrition; la cœcotrophie, motricité gastro-intestinale. Cuniculture, 1979, 6, 1.

81 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Alimentation et nutrition; mouvements des digestas, influence de la nature de l'aliment, attaque enzymatique, absorption. Cuniculture, 1979, 6, 2.

82 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Alimentation et nutrition; apport azoté, apport énergétique et lest. Cuniculture, 1979, 6, 4.

83 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Alimentation et nutrition; Recommandations pour les aliments destinés aux différentes catégories de lapins. Cuniculture, 1979, 6, 5.

84 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Alimentation et nutrition: Alimentation pratique. Cuniculture, 1979, 6, 6.

85 LEBAS (F.). - Physiologie de la digestion du lapin. Bull. GTV., 1979, 5, 41-48.

86 LICOIS (D.). - Diarrhées du lapereau. Point sur la pathologie du lapin. Commission spécialisée lapin, INRA, le Magneraud, 27 et 28 Octobre 1977.

87 MARTIN (P.). - Contribution à l'étude de la flore cœcale du lapin. Essai d'implatation de lactobacilles. Thèse Med. Vet., LYON, 1971.

88 MARTINA (C.) et DAMINAN (C.). - Préparation d'aliments composés en granulés contenant différentes quantités de cellulose pour les lapines reproductrices et pour de jeunes lapins à l'engrais. Lucr. Sti. Inst. Cerc. Nutrit. Animal., 1974, 3, 273-285.

89 MARTY (J.), RAYNAUD (P.) et CARLES (S.). - Les acides aminés et les acides carboxyliques dans le cœcum du lapin. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1973, 13, 3.

90 MARTY (LG.). - Contribution à l'étude de l'alimentation du lapin. Thèse Med. Vet., TOULOUSE, 1963.

91 MEGARD (JP.). - Aspect alimentaire de la cœcotrophie chez le lapin. Thèse Med. Vet. , ALFORT, 1970.

92 MINAIRE (Y.). - Origine et nature de la cellulose des fibres végétales alimentaires. Bull. Soc. Sci. Vet. et Med. comparée LYON, 1978, 80, 1.

93 MORAND-FEHR (J.). et HAAS LAUTIER (C.). - Consommation alimentaire en élevage intensif. La revue de l'élevage, 1970, 47, 124-125.

94 MOROT (MC.). - Mémoire relatif aux pelotes stomacales des léporidés. Rec. Med. Vet., 1882, 59, 635-646.

95 MUREAU (J.). - La pathologie digestive non parasitaire du lapin. Cuniculture, 1978, 5, 2.

96 MYERS (K.). - Coprophagy in european rabbit in Australia. J. Zool., 1955, 3, 336-345.

97 NAKAMURA (.). - Effect of delignification on the higth fibrous material. Nutr. Abst. Rev., 1971, 9457.

98 NATALYS (JY.). - Particularités de la digestion chez le lapin. Th. Med. Vet., LYON, 1972.

99 NIEHAUS (H.). - Physiologie de la nutrition du lapin. Arch. Für. Geflu. Klein., 1968, 17, 1, 25-42

100 OSBOURN (.). - Effets du broyage des fourrages sur la digestion. Proc. Nutr. Soc., 1970, 35, 191-200.

101 PIEKARZ (R.). - Effet de la coprophagie sur le temps de transit digestif chez le lapin domestique. Acta. Physio. Polon., 1963, 14, 359-370.

102 PRESCOTT (JF.). - Intestinal disorders and diarrhoera in the rabbit. Vet. Bull., 1978, 48, 6.

103 PROTO (V.). - Variation des CUD obtenus après ingestion d'un même aliment par 20 lapines. 1964. (Cité par LEBAS 68.).

104 PROTO (V.). - Esperienze di caprophagia nel corriglio. Prod. Anim. 1965, 4, 1, 21.

105 PRUD'HOMM (M.), GOUSSOPOULOS (J.), CARLES (Y.) et KOEHL (PF.). Comportement alimentaire du lapin; enregistrement graphique des consommations d'aliments solides et liquides du lapin domestique nourri ad libitum. Ann. Zoot., 1972 21, 451-460.

106 PRUD'HOMM (M.), CHERUBIN (M.), GOUSSOPOULOS (J.) et CARLES (Y.). - Evolution au cours de la croissance des caractéristiques de la consommation d'aliments solides et liquides du lapin nourri ad libitum. Ann. Zoot., 1975, 24, 289-298.

107 RENAULT (L.), MAIRE (CL.), VAISSAIRE (J.), LABADY (JP.) et ALBOUY (R.). - Contribution à l'étude des troubles digestifs des lapereaux en début d'engraissement. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, DIJON, 1976, Communication 46.

108 ROSSILET (A.). - La cellulose dans l'alimentation du lapin; utilisation digestive et aspects nutritionnels. Thèse doc. Ing. Pierre et Marie Curie, PARIS VI, 1977.

109 RUCKEBUSCH (Y.). - Physiologie des animaux domestiques. PARIS : MALOINE. 1977.

110 RUCKEBUSCH (Y.) et FIARAMONTI (J.). - Sur le déterminisme de la cœcotrophie chez le lapin. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, DIJON, 1976, Communication 54.

111 RUCKEBUSCH (Y.) et HORNICKE (H.). - Motility of the rabbit's colon and cœcotrophy. Physiol. Behar., 1977, 18, (5), 871-878.

112 RUHLAND (H.) et EHRLEIN (HJ.). - Bewegungsvorgänge am blinddarm des kaninchens und ihre circadiane Rhytmik. Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk., 1972, 30, 122-123.

113 SAUVANT (D.). - Digestion de la cellulose par les animaux domestiques. Point. Vet., 1974, 3.

114 SINROVICS (G.). - Etude de la flore digestive chez les lapins atteints d'entérite muccoïde. Vet. Rec., 1976, 98, 151-152.

115 SMITH (HW.). - The developpement of the flora of alimentary tract in young animal. J. Path. Bact., 1965 90, 495-513.

116 SOUTHGATE (D.). - The definition and analysis of dietary fiber. Nutr. Rev., 1977, 35, 3, 31- 37.

117 SOYEUX (Y.). - Interventions des facteurs humoraux métaboliques dans le mécanisme régulier de l'ingestion alimentaire du lapin. Th. Med. Vet., ALFORT, 1972.

118 SOYEUX - SALAVIZE (A.). - Alimentation du lapin de chair : Alimentation physiologie de la digestion. Dossiers élevage. 1976, Février.

119 SOYEUX - SALAVIZE (A.). - Alimentation du lapin de chair : Besoins alimentaires. Dossiers élevage, 1976, Juin.

120 SPEADBRUDY (D.) et DAVIDSON (J.). - A study of the need for fibre by the growing new Zealand white rabbit. J. Sci. Food. Agric., 1978, 29, 640-684.

121 SUSNEL (P.) et LANARI (D.). - Charges in volatile fatty acid level in rabbit's cœcum. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, DIJON, 1976, Communication 52.

122 TELEKI (M.) et DARWICH (M.). - The effect of dietary fat on energy and protein utilisation of rabbits. Acto. Agronom. Hungary., 1969, 18, 93-98.

123 THEANDER (O.). - The chemistry of dietary fiber. Nutr. Rev., 1977, 35, 3, 25-30.

124 THOMSON (C.). - Effet du traitement à la soude sur l'évolution des parois cellulaires de la paille d'orge. 25 th Meeting animal of Europ Aasociation for animal production, 21 Août 1974, COPENHAGUE.

125 VAN SOEST (P.J.). - Developpement of a comprehensive system of feeds analyses and its applications to forage. Jour. Ani. Sci., 1967, 26, 1, 119.

126 VAN SOEST (P.J.). - Nutrition of animals of agricultural importance. CUTHBERSON 1969, 17, 1, 37, 59.

127 VAN SOEST (P.J.). - Plant fiber and its rôles in herbivore nutrition. CORN VET 1977, 67, 307-326.

128 VAN SOEST (P.J.) et ROBERSTON (JB.). - What is fiber in wood. Nutr. Rev., 1977, 35, 3, 12-22.

129 VAN SOEST (P.J.). - Physico-chemical aspects of fibre digestion. Report of Research of the CORNELL UNIVERSITY AGRICULTURAL experimental station, 1975, CORNELL UNIVERSITY, ITHACA, NEW YORK, USA.

130 VERNAY (M.) et RAYNAUD (P.). - Répartition des AGV dans le tube digestif du lapin domestique. Ann. Rech. Vet., 1975, 6, 375-368.

131 VORÖS (G.). - Investigations relating to diseases of the digestives system at weaning rabbits. CONGRES INTERNATIONAL CUNICOLE, 1976, DIJON. Communication 42.

132 VUILLAUME (R.). - Biochimie des lipides et des glucides. Cours polycopiés, 1972, ALFORT.

135 WOLTER (R.). - Particularités de la digestion de la cellulose chez les herbivores. Bull. Soc. Sci. Vet. et Med. comparée. LYON, 1978, 80, 1.

136 YOSHIDA (T.), PLEASANTS (JR.), REDDY (BS.) et VOSTMANN (BJ.). - Efficiency of digestion in germ free. Br. J. Nutr., 1968, 22, 723-737.